

Mitt. Bot. München 12	p. 513 - 608	16.10.1976	ISSN 0006-8179
-----------------------	--------------	------------	----------------

**BEITRÄGE ZUR KENNTNIS AUSDAUERNDER WILDHAFER :
DIE GATTUNG AVENULA (DUMORT.) DUMORT. IN DEN OSTALPEN**

von

W. SAUER und H. CHMELITSCHK

mit 2 Tafeln im Anhang

1. Einleitung	514
2. Merkmals-Analyse	
2.1. Material und Methoden	515
2.2. Merkmale	.
2.2.1. Vegetativer Bereich	516
2.2.2. Generativer Bereich	525
3. Die behandelten Formenkreise	
3.1. <i>Avenula planiculmis</i>	533
3.2. <i>Avenula adsurgens</i>	543
3.2.1. <i>Avenula adsurgens</i> subsp. <i>adsurgens</i>	546
3.2.2. <i>Avenula adsurgens</i> subsp. <i>ausserdorferi</i>	557
3.3. <i>Avenula pratensis</i>	562
3.4. <i>Avenula alpina</i>	569
3.4.1. <i>Avenula alpina</i> subsp. <i>alpina</i>	571
3.4.2. <i>Avenula alpina</i> subsp. <i>pseudoviolacea</i>	578
4. Neukombinationen weiterer Taxa aus dem näheren Verwandtschaftskreis von <i>A. planiculmis</i> , <i>pratensis</i> , <i>adsurgens</i> und <i>alpina</i>	582
5. Bestimmungsschlüssel der im Gebiet häufigeren <i>Avenula</i> -Arten	583
6. Diskussion	585
7. Zusammenfassung	597
8. Literatur	598

1. Einleitung

Die Schwierigkeiten, welche insbesondere die ostalpinen Sippen ausdauernder Hafer einer brauchbaren systematisch-taxonomischen Gliederung entgegenstellen, haben bereits um die Jahrhundertwende in einer stattlichen Anzahl von Veröffentlichungen ihren Niederschlag gefunden (so bei BECK-MANNAGETTA 1890, BELLI 1890, DALLA TORRE & SARNTHEIM 1906, HEGI 1907, KOCH 1907, VIERHAPPER 1899, 1906 u. a.). In diesen Arbeiten wurde den einzelnen Merkmalen allerdings recht unterschiedliche Bedeutung beigemessen; nicht selten wurden sogar äußerst schwer faßbare Kriterien, wie etwa die ungeheuer variable Rauheit der vegetativen Organe, maßlos überbewertet.

Spätere Autoren erkannten diese Schwächen. Sie versuchten eine brauchbare Lösung unter anderem im Anschluß an anatomische Untersuchungen herbeizuführen. Auf die Arbeiten von POTZTAL 1951 a, 1951 b, 1953 gestützt hoffte HOLUB 1958 dadurch größere Klarheit zu erlangen, indem er für die Gattung "*Helictotrichon* BESSER" ältere Gliederungsversuche wieder aufgriff und weiter ausbaute. Er unterschied sieben Subgenera, z.T. sogar mit mehreren Sektionen. HOLUB 1962 trennte schließlich die beiden Untergattungen *Pubavenastrum* und *Pratavenastrum* von *Helictotrichon* ab und erhob sie zu einer eigenen Gattung, *Avenochloa* (cf. HOLUB 1961, 1962).

Anläßlich der speziellen Behandlung kritischer Sippen um *A. pratensis* aus der Tschechoslowakei legte HOLUB 1958 besonderen Wert auf die Auswahl geeigneter Merkmale und - Kombinationen.

Damals deutete er - vor allem HOLUB 1961 - die entsprechenden kritischen ostalpinen Pflanzen als Übergangssippen zwischen *A. pratensis* und *A. planiculmis* ("*Vergent planiculmoides*" etc.). In seiner diesbezüglichen letzten Studie (HOLUB 1972) vereinigte er nach dem Vorbild von GAYER 1932 die siebenbürgischen und ostalpinen Sippen unter dem Namen *A. adsurgens*. Damit war aber das alte Problem für die Ostalpen keineswegs gelöst. Unsere Aufgabe bestand zunächst darin, die ostalpinen Pflanzen genauestens auf ihren Sippengehalt hin zu überprüfen. Im Anschluß an die Behandlung der Taxonomie mußten wir allerdings entgegen unserer anfänglichen Absicht weit über das Gebiet der Ostalpen hinausgehen, wenn wir einige Klarheit über *A. alpina*, *A. planiculmis* und *A. pratensis* erhalten wollten.

Es ist uns bewußt, daß wir mit den hier niedergelegten Befunden und mit den neu aufgedeckten Zusammenhängen noch keinen Anspruch auf Vollständigkeit erheben dürfen, sondern daß auf dieser Basis eine zufriedenstellende Klärung der gesamten Komplexe erst angestrebt werden muß.

Aus diesen und auch aus anderen Gründen erscheint es uns noch zu verfrüht, neuerlich die Gattungs-Umgrenzung innerhalb der Hafer diskutieren zu wollen. Die Aufteilung in einjährige und ausdauernde Hafer ist wohl künstlich; die Problematik, welche mit der Gattungsauffassung innerhalb der "Ausdauernden" im besonderen verknüpft ist, erhellen die von uns zitierten Schriften von HOLUB. Um aus Mangel an entsprechenden Informationen die Unsicherheit nicht noch etwa zu steigern, folgen wir in der Gattungsumgrenzung der perennen Hafer vorderhand zwar noch HOLUB 1961/62, verwenden aber für die von HOLUB unter "Avenochloa" zusammengefaßten Sippen den von SCHOLZ 1974 und von KERGUÉLEN 1976 vorgeschlagenen älteren Gattungs-Namen *Avenula* (DUMORT.) DUMORT.

2. Merkmals-Analyse

2.1. Material und Methoden

Die Untersuchungen wurden nach Möglichkeit an Wildpflanzen ausgeführt, die zunächst in den Botanischen Garten der Universität Graz und von dort in den Botanischen Garten München-Nymphenburg verpflanzt und weiterkultiviert worden sind.

Blätter, Halme und Wurzeln wurden an Handschnitten studiert, die mit Phloroglucin/HCl angefärbt worden sind. Die Blattquerschnitte stammten einheitlich aus dem Bereich oberhalb der Mitte, die Halme wurden etwa 3-5 cm oberhalb des Wurzelhalses geschnitten.

Die für vergleichend-morphologische Untersuchungen angefertigten Ährchenpräparate stammten sowohl von Lebend-, wie auch von Herbarmaterial, wobei letzteres vor der Präparation aufgekocht werden mußte; die von den Ährchen abgelösten Organe wurden in ihrer natürlichen Reihenfolge aufgelegt und zwischen Astralon-Folien festgehalten.

Für die Chromosomen-Untersuchungen wurden Wurzelspitzen und Blütenknospen in CARNOY'schem (Alkohol, Chloroform, Eisessig 6 : 2 : 1) bzw. in HEITZ'schem Gemisch (Alkohol, Eis-

essig 3 : 1) fixiert. Die Wurzelspitzen wurden überdies 3 - 4 Stunden in einer gesättigten 8-Hydroxychinolin- bzw. in einer 0,1 % Colchicin-Lösung vorbehandelt und nach Maßgabe einer enzymatischen Mazeration unterworfen (cf. GERVAIS 1973 b). Somatisches Material wurde mit OE, der Inhalt von Antheren mit KE gefärbt. Unmittelbar nach der mikroskopischen Auswertung wurden die Präparate mittels Euparal haltbar gemacht.

2.2. Merkmale

Die bereits angesprochene Unsicherheit in der taxonomisch-systematischen Behandlung der perennen ostalpinen Wildhafer-sippen beruht ohne Zweifel letztlich darauf, daß in neuerer Zeit - abgesehen von Chromosomenzählungen (GERVAIS 1965, 1966, 1968 b, 1973 a, 1973 b; SAUER 1971) - noch kaum kritische Merkmals-Analysen von Formenkreisen oder gar größeren Gruppen durchgeführt worden sind, die sich auf ein umfangreiches Material stützen (vgl. HOLUB 1958, 1961). Daher war es auch unser besonderes Bestreben, die in der Literatur in sehr unterschiedlicher Wertung verwendeten Merkmale wenigstens für unsere Sippen zu überprüfen und geeignete Kombinationsmöglichkeiten herauszuarbeiten, die eine praktikable Formenkreis-Gliederung erlauben.

2.2.1. Vegetativer Bereich

(1) Aufgrund der anatomischen Verhältnisse in der Wurzel gelang es GERVAIS 1968 a, ein weiteres Argument für die von HOLUB 1962 vorgenommene Abtrennung der Untergattungen Pubavenastrum und Pratavenastrum von Helictotrichon zu erbringen.

GERVAIS fand, daß die Arten von Helictotrichon s. str. einen "periendodermalen Sklerenchymring" ausbilden, welcher aber den Avenula - ("Avenochloa" -) Sippen fehlen soll (cf. SAUER 1971).

(2) Innerhalb der studierten Sippen werden zumeist extravaginale Innovationssprosse ausgebildet (*A. planiculmis*, *A. adsurgens* s.l. und *A. alpina* - Abb. 1 und 2). Intravaginale Erneuerungstrieb kommen regelmäßig an jungen Halmbasen von *A. pratensis* vor (s. HOLUB 1958 und Abb. 2). Um eine einheitliche Handhabung dieser Kriterien zu gewährleisten, beziehen wir uns auf die Achsenverhältnisse wie sie an den Basen junger, vor der Blüte stehender oder bereits blühender Halme angetroffen werden. - Im Gefolge einer Vergrößerung der Horste können bei dieser Art allerdings auch basale Scheiden älterer Pflanzen von

der Art extravaginale Innovations sproß-Bildungen durchstoßen werden, ohne daß aber daraus Ausläufer entstünden; diese Erneuerungstrieb liegen dem Grund alter Halme dicht an und erzeugen ihrerseits zunächst wieder nur intravaginale Innovations sprosse. Möglicherweise bezieht sich SAINT-YVES 1931 darauf, wenn er schreibt, daß "var. eupratensis ... interdum breviter stolonifera" sei. Soweit wir es im Augenblick beurteilen können, darf aber die erwähnte Eigenheit von *A. pratensis* wohl kaum zu einer infraspezifischen Aufgliederung herangezogen werden.

Eine Variante extravaginale Innovations sproßbildung hat sich bei bestimmten Sippen von *A. alpina* herausgebildet: Bei diesen Pflanzen (vornehmlich subsp. *alpina*) liegen die Abgliederungsstellen der Erneuerungstrieb häufig in den Achseln schmalerer Schuppen- (Nieder-) blätter, welche den Halm nicht umfassen; die Erneuerungssprosse stehen daher nicht in Blattscheiden, sie sind - bezogen auf die untersten Scheiden - extravaginal (vgl. Abb. 2). Da sie nur selten deutlich erkennbare Stolonen erzeugen, bleiben die Sproßbasen auch später noch + dicht beisammen. - Gelegentlich wird eine sichere Beurteilung dieser Verhältnisse dadurch erschwert, daß die älteren Blattscheiden zerfasern (subsp. *pseudoviolacea* - Abb. 2).

(3) Die Scheiden der Innovations- und Halmblätter unserer Sippen sind wohl in der Mehrzahl der Fälle unbehaart (JESSEN 1863, CLAPHAM, TUTIN & WARBURG 1962, HESS, LANDOLT & HIRZEL 1967). Wenn man von gewissen alpinen Sippen absieht, besitzt von den näher verwandten Arten im Ostalpenraum einzig *A. pubescens* + dichte, weich behaarte Scheiden.

Die Rauheit speziell von Scheiden und Halmen haben sich an alpinen Sippen als äußerst variabel erwiesen, zumal sie auch von den jeweiligen Standortsbedingungen in hohem Maße abhängig zu sein scheinen (Kulturversuche!). Entgegen den Vorstellungen von ASCHERSON & GRAEBNER 1899, HEGI 1907, FRITSCH 1922 u. a. lassen sich mit Hilfe dieses "Merkmals" keineswegs *A. alpina* und *A. pratensis* unterscheiden! Diese Meinung könnte ohne weiteres von sudetisch-karpatischen Sippen auf alle in Frage stehenden Pflanzen übertragen und verallgemeinert worden sein (cf. Abschnitt 3.1., 3.2.). Von unseren Pflanzen besitzt einzig *A. planiculmis* (vor allem an jüngeren Stadien) "deutlich rückwärts rauhe" Blattscheiden (ASCHERSON & GRAEBNER 1899); dies rührt daher, daß die zahlreichen Nerven einen + dichten Be-

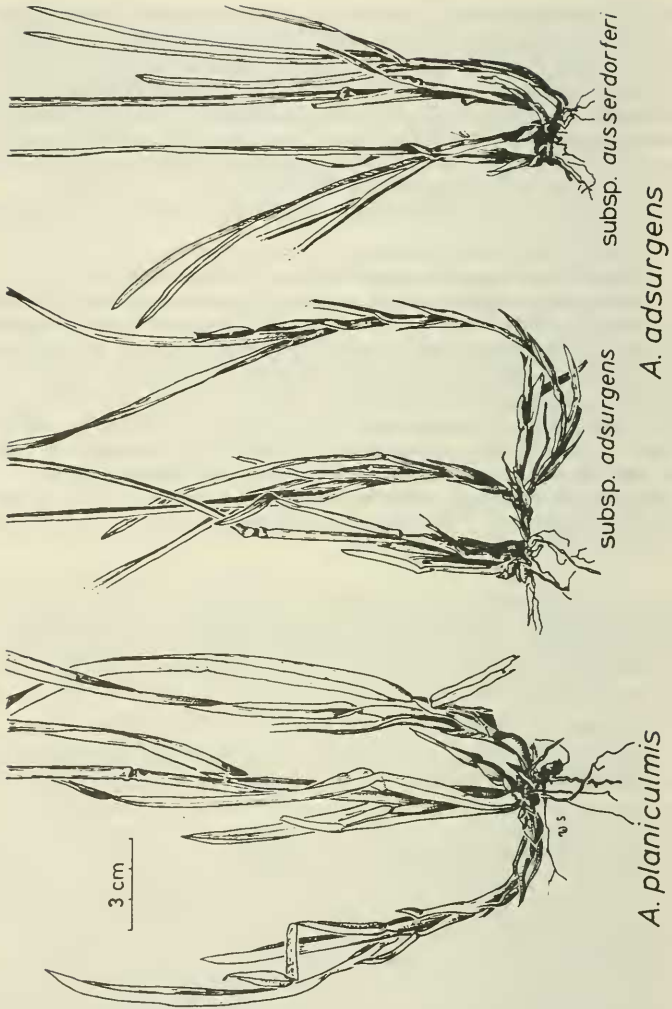
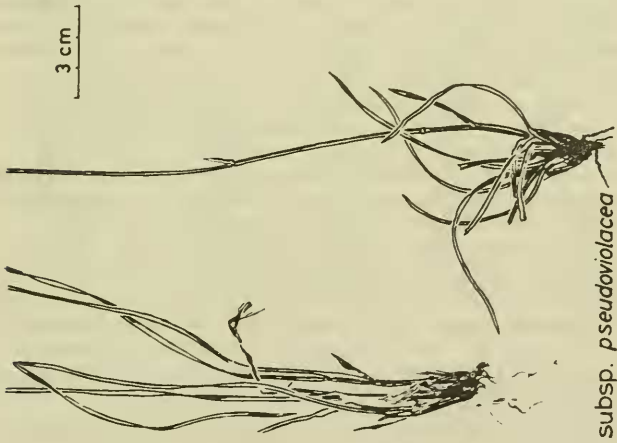
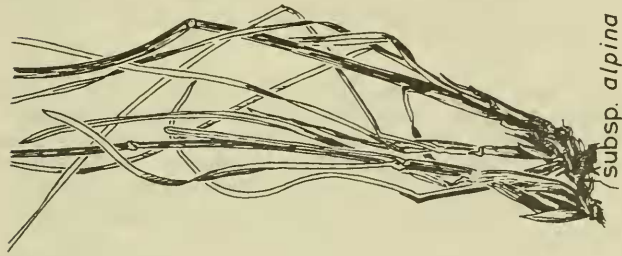


Abb. 1. Halmbasen mit extravaginalen Innovationsprossen und Ausläufern. - Näheres s. Abschnitt 2. 2. 1. (2).

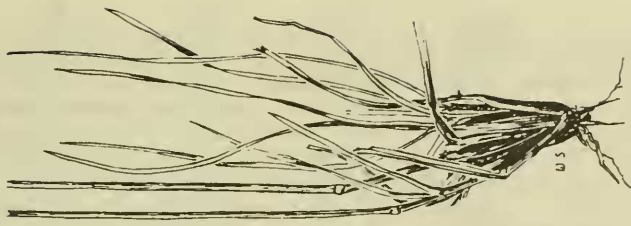


subsp. *pseudoviolaacea*

A. alpina



subsp. *alpina*



A. pratensis

Abb. 2. Halmbasen mit extra- bzw. intravaginalen Erneuerungssprossen. - Weitere Erläuterungen s. Abschnitt 2. 2. 1. (2).

satz von etwa 0,3-0,5 mm langen, schräg nach unten gerichteten "stachelförmigen Haaren" tragen (Abb. 5: "Ostsudeten", linke Seite); diese dürfen aber nicht mit den ausgesprochen weichen Haaren von *A. pubescens* verwechselt werden, die + 1mm lang oder unter Umständen noch länger werden und wenigstens im frischen Zustand weiß sind. - Weniger deutlich und seltener können ähnliche, jedoch wesentlich kürzere "stachelförmige Haare" auch an kritischen Pflanzen von *A. adsurgens* aus Siebenbürgen gefunden werden; ihre Scheiden sind auch dort sonst meist verkahlend! Bei allen untersuchten Arten bilden die abgestorbenen basalen Blattscheiden eine nicht oder doch schwach zerfasernde (subsp. *pseudoviola-cea*!), + lockere, strohfarbene, dunkelbraune bis (hell)graue Tunika aus (HACKEL 1890, HOLUB 1958).

(4) Alle bekannten Arten zeichnen sich durch (sehr) lange, (schmale) lineale Spreiten aus, die häufig (wohl infolge von Wassermangel) konduplikativ gefaltet sind und insbesondere bei schmalerblättrigen Arten noch zusätzlich + stark gedreht sein können. Die Faltung ermöglichen zwei Längsreihen von "Gelenkzellen" (cellulae bulliformes), die im Querschnitt an der Blattoberfläche zu beiden Seiten des Mittelnervs gefunden werden (Abb. 3).

Die blaue Bereifung von Blättern ist nach unseren Beobachtungen nicht unbedingt sippenkonstant, sondern in gewissen Grenzen auch standortsabhängig (Kulturversuche!). Wir können daher nicht mit HOLUB 1958 übereinstimmen, wenn er meint, daß die Blattfarbe und -Bereifung "gute diagnostische Merkmale für formae und varietates" seien, zumal uns auch eine derartige Aufspaltung unterhalb des Subspecies-Niveau im Hinblick auf die Variabilität der Sippen als durchaus überflüssig erscheint (cf. JUHL 1952 - *Poa pratensis*!). Die äußerst unterschiedlichen Längenangaben für die Spreiten in der Literatur gehen wohl nicht nur darauf zurück, daß ökologische Faktoren dieses Merkmal beeinflussen können, sondern lassen sich z. T. auch damit erklären, daß die betreffenden Autoren nicht ausdrücklich zwischen Halm- und Innovationsblättern unterschieden haben dürften, denn erstere sind immer beträchtlich kürzer (cf. METCALFE 1960); sie messen häufig nur (1) 2-5 (8-10) cm, wohingegen die Blätter der Innovationsprosse 10-15 und unter günstigen Bedingungen oder je nach Art sogar 30-40 (50) cm Länge erreichen.

Ein diagnostischer Wert kommt der Rauheit der Blattspreiten nach unseren Erfahrungen kaum zu; ausgenommen davon ist allerdings *A. planiculmis*, da ihre Spreiten einen ähnlichen Besatz

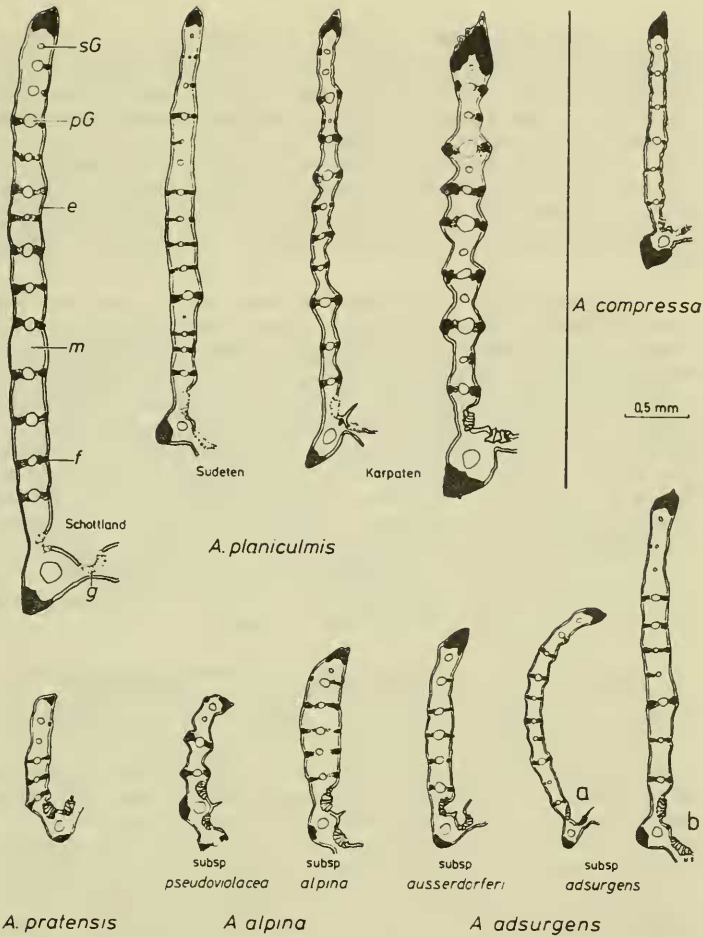


Abb. 3. Querschnitte (halbschematisch) durch die Innovationsblätter der behandelten *Avenula*-Sippen (Abschnitt 2. 2. 1. (5). - Die Buchstaben a und b beziehen sich auf zwei in den Ostalpen häufige Ausbildungsformen von *A. adsurgens* subsp. *adsurgens* (Abschnitt 3. 2. 1); -- e = Epidermis; f = sklerenchymatisches Festigungsgewebe; g = Gelenkzellen; m = Mesophyll; pG = primäres und sG = sekundäres Leitbündel.

von "stachelförmigen Haaren" tragen können, wie er bereits oben für die Scheiden erwähnt worden ist! Derartige Angaben haben die Systematik dieser Gräser bisher nur belastet! Die Rauheit der vegetativen Organe unserer Sippen beruht im allgemeinen auf der Gegenwart von + zahlreichen Epidermispapillen bzw. kleiner "stachelförmiger Haare" ("pricklets" - METCALFE 1960) die nicht selten sogar mit den Sklerenchymbalken in direkter Beziehung stehen und etwa 1/15-1/20 mm messen; sie sind über dem Mittelnerv auffallend groß und häufig (s. vorher - und BURR & TURNER 1933).

Der + knorpelige Blattrand weist kleine, nach vorne gerichtete Zähnchen auf (POTZTAL 1951). Die Ausbildung dieser epidermalen Anhangsgebilde dürfte in einem engeren Zusammenhang mit den herrschenden Umweltfaktoren (insbesondere Trockenheit) stehen und überdies nicht unbedeutend mit dem Alter der betreffenden Organe variieren. Sie sind wiederum bei *A. planiculmis* auffällig entwickelt und zwar an der Übergangsstelle von Scheide und Spreite ("Öhrchen") zu deutlich erkennbaren, etwa 0,5-0,75 mm langen, steifen Cilien ausgezogen (cf. HOLUB 1961); derartige Anhänge wurden bisher bei keiner der übrigen Sippen - wenn man von der Behaarung bei *A. pubescens* absieht - in dieser extremen Ausbildung wiedergefunden (cf. Abb. 5: "Ostsudeten": linke Seite); sie sind allerdings bei *A. adsurgens* aus Siebenbürgen gelegentlich (in Andeutung) vorhanden.

(5) Als ein wichtiges und wohl auch verhältnismäßig konstantes Merkmal für die Gattungs-Gliederung hat sich der Querschnitt der Innovationsblätter erwiesen. - Alle hier behandelten Sippen sind nach POTZTAL 1951 durch den "Avenastrum-Blatttyp" gekennzeichnet (vgl. SCHINDLER 1925, HOLUB 1958). - Gewisse histologische Unterschiede, vor allem die Anzahl der Blattnerven und teilweise auch die Ausgestaltung der Sklerenchymelemente lassen sich neben anderen Merkmalen für eine Unterscheidung von Formenkreisen bzw. von Arten heranziehen. Mit Hilfe von Blattbreite und der damit wohl koordinierten Nervenzahl können die behandelten Arten in zwei Gruppen aufgeteilt werden (Abb. 3 und Tabelle 1):

(a) Blätter 3-15 mm breit, im Querschnitt 17-25 (und sogar mehr) Nerven; hierher zählen *A. planiculmis* s.l. und *A. adsurgens*, insbesondere subsp. *adsurgens* (= "breitblättrige" Arten);

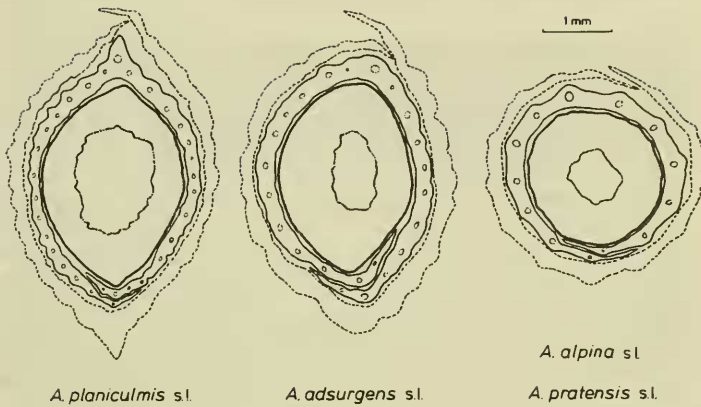


Abb. 4. Halbschematische Darstellung von Querschnitten basaler Halmbereiche (gepunktet) der studierten *Avena*-Sippen; sowie je zweier dem Halm anliegender Blattscheiden: innere mit den Umrissen der Leitbündel (gepunktet), äußere mit gestrichelter Kontur.

- (b) Blätter 1, 5-3 mm breit, im Querschnitt mit 9-13 (15) Nerven; hierher gehören die Arten *A. alpina* s.l. und *A. pratensis* s.l. (= "schmalblättrige" Arten); als "Übergangs-Typ" wäre *subsp. ausserdorferi* ebenfalls hier einzureihen.

Auf die anatomisch-histologischen Eigentümlichkeiten der Blätter ist zuletzt HOLUB 1958 näher eingegangen; es sei lediglich noch darauf hingewiesen, daß wir Seitennerven ohne begleitende Sklerenchymelemente mit DALLA TORRE & SARNTHEIM 1906 als "sekundäre" und solche im Verein mit Festigungsgewebe als "primäre" Bündel bezeichnen (cf. Abb. 3).

- (6) Der Halmhöhe wird in der Literatur (s. HOLUB 1961 u. a.) häufig systematische Wertigkeit eingeräumt. Kulturversuche und entsprechende Geländebeobachtungen haben allerdings gezeigt, daß diese Angaben nur sehr bedingt auswertbar sind, da trocken gehaltene und stark sonnenexponierte Pflanzen mit einer auffälligen Reduktion der Halmlänge antworten können.

Eine wesentliche Rolle kommt bei der Artumschreibung jedoch dem Querschnitt des Halmes bzw. der basalen ihn umhüllenden Blattscheiden zu (cf. Abschnitt 3.1. und Abb. 4). Der Querschnitt ist bei *A. pratensis* s.l. und bei *A. alpina* s.l. im Umriss + rund, bei *A. adsurgens* s.l. + oval, jedoch nicht zweischneidig (!). Von unseren Arten besitzt einzig *A. planiculmis* einen + stark zusammengedrückten Halm, dessen Blattscheiden zweischneidig sind (s. Abb. 4). Dieser Befund ist zwar schon geraume Zeit bekannt (SCHRADER 1806, SMITH & SOWERBY 1810, HOOKER 1821, JANKA 1856, JESSEN 1863, BABINGTON 1867, MALY 1868, HACKEL 1890, ASCHERSON & GRAEBNER 1899, FRITSCH 1909, HOLUB 1958, GERVAIS 1973 b), doch aus Mangel an eingehenderen Vergleichen wurde nicht exakt zwischen zusammengedrückt-zweischneidigen und ovalen, nicht zweischneidigen bzw. + runden Querschnitten von Blattscheiden/Halmen unterschieden. Auf diese Weise verwundert es nicht sonderlich, daß z.B. Pflanzen aus Bernstein/Burgenland von DALLA TORRE 1882, WAISBECKER 1891 und VIERHAPPER 1898 für *A. planiculmis* gehalten worden sind. Wir haben die Erfahrung gemacht, daß gerade dieses Merkmal an Herbarmaterial nicht immer eindeutig beurteilt werden kann; je nach Art der Präparation erscheinen manche Halme "zweischneidig", die es im Leben aber nicht waren. Unsere diesbezüglichen Angaben wurden an Kulturpflanzen überprüft.

(7) Als weiteres, nicht unbedeutendes vegetatives Kriterium (zumindest für die behandelten Sippen) muß die Ligula der beiden obersten Halmblätter angesehen werden (Abb. 5). Dieses Merkmal wurde in Bestimmungstabellen bisher zumeist vernachlässigt.

Die Ligulae sind wie die Blätter *conduplicat* gefaltet; ausgebreitet zeigen sie einen dreieckigen Umriß; ihre Spitze ist häufig noch fein ausgezogen (vgl. Abb. 5). Die Blatthäutchen sind in der Regel völlig kahl; an extrem rauhen Pflanzen von *A. planiculmis* können sie außen allerdings fein flaumig behaart sein, nicht selten tragen sie dann an ihren Rändern sogar noch + anliegende Cilien!

An jungen Blättern sind die Blatthäutchen meist ganzrandig, an älteren erscheinen sie wohl durch späteres Zerreißen + stark geschlitzt. Dieses äußerst empfindliche Organ hat sich anläßlich unserer Herbarstudien als sehr problematisch erwiesen. Messungen an getrocknetem Material können daher unter Umständen mit erheblichen Fehlern behaftet sein. Deshalb wurden unsere Werte zusätzlich an einem umfangreichen Sortiment von Kulturpflanzen überprüft.

Populations-Untersuchungen (über welche noch in einer späteren Studie berichtet wird) haben nach ihrer statistischen Auswertung ergeben, daß *A. planiculmis* und *A. adsurgens* subsp. *adsurgens* im Schnitt Ligulae über 4/4,5 mm Länge besitzen, während *A. pratensis* s.l. und *A. alpina* s.l. meist unter 4,5 mm lange Blatthäutchen haben.

Diese Werte stimmen im großen und ganzen gut mit den wenigen, in der Literatur mitgeteilten Zahlen überein (ASCHERSON & GRAEBNER 1899; HEGI 1907; BUTCHER 1961; CLAPHAM, TUTIN & WARBURG 1962; HESS, LANDOLT & HIRZEL 1967; GERVAIS 1973b). Zumal die Ligula-Längen an den Halm- und Innovationsblättern ein und derselben Pflanzen differieren können (cf. HOLUB 1958, 1961; HUBBARD 1973), haben wir uns auf eine einheitliche Wiedergabe jener Werte festgelegt, die wir an Ligulae der beiden obersten Halmblätter gemessen haben.

2.2.2. Generativer Bereich

(1) Über die Ausgestaltung der Blütenstände unserer Arten finden sich im Schrifttum z. T. widersprüchliche Angaben (BABINGTON 1867, DALLA TORRE 1882, ASCHERSON & GRAEBNER 1899, HEGI 1907, FOURNIER 1961 u. a.). Dies geht wohl in erster Linie

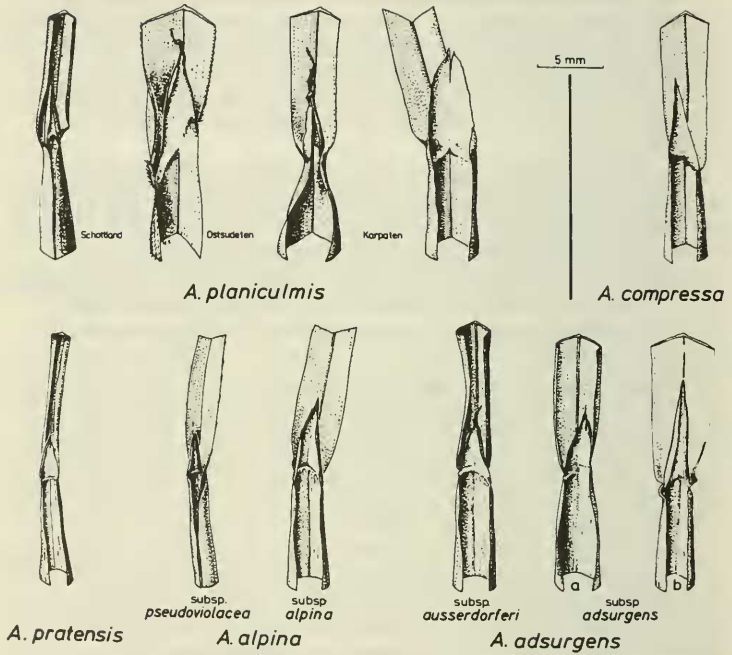


Abb. 5. Die Blatthütchen jeweils des obersten Halmblattes der näher behandelten *Avenula*-Sippen (Abschnitt 2. 2. 1. (7); die Buchstaben a und b beziehen sich auf zwei in den Ostalpen häufig vorkommende Ausbildungs-Varianten der Ligulae von *A. adsurgens* subsp. *adsurgens* (vgl. Abschnitt 3. 2. 1.).

zu Lasten zahlreicher Fehlbestimmungen. Obwohl die Rispe bei allen Sippen in gewissen Grenzen variiert, besitzt sie dennoch ein für die behandelten Arten charakteristisches Aussehen, das sich mit Hilfe des Längen-Breiten-Index hinlänglich gut darstellen läßt (s. Abb. 8, 10, 11, 12; Tafel 1, 2): *A. planiculmis* entwickelt oval-elliptische Rispen mit einem LB-Index von 5-8; bei dieser Art enthalten die Blütenstände in der Regel viele Ährchen (bis 35). Die Rispen von *A. adsurgens* s.l., sowie von *A. pratensis* haben + zylindrische Form und einen LB-Index von 8-14; jene von *A. alpina* und von den höher steigenden Sippen von *A. adsurgens* sind + länglich-elliptisch, sie enthalten im allgemeinen weniger, dafür aber (*A. alpina*) relativ lang gestielte Ährchen, ihr LB-Index beträgt 4-9 (bzw. 4-7). Im typischen Fall bilden also die breitblättrigen Arten häufig breitere, + ovale bis elliptische Rispen mit einer höheren Anzahl an Ährchen aus als schmalblättrige Sippen mit meist auch schmäleren Rispen (s. *Descriptions*, Abschnitt 3. und Tabelle 1).

HOLUB 1958 ist mit mehreren älteren Autoren (HAUSMANN 1854, BABINGTON 1867, DALLA TORRE 1899, HEGI 1907, 1936, KOCH 1907) der Ansicht, daß die Anzahl der grundständigen Zweige des untersten "Halmwirtels" ein brauchbares Unterscheidungsmerkmal darstelle; diese Meinung läßt sich unseres Erachtens nicht in dieser allgemeinen Form aufrecht erhalten, zumal bei den untersuchten Sippen meist nur 1-2 Äste tatsächlich grundständig sind und dieses Merkmal offenbar (modifikativ) beeinflussbar zu sein scheint (Kulturversuche!). Die Überbewertung dieses Kriteriums dürfte auf die nachhaltigen Wirkungen zurückzuführen sein, die von den Ausführungen der angesehenen Florenübersichten von ASCHERSON & GRAEBNER 1899, sowie von HEGI 1907 und 1936 ausgegangen sind. - Bei unseren Betrachtungen wurden Kümmerformen allerdings nicht näher berücksichtigt.

(2) Da die Anzahl von Ährchen in den Rispen häufig beträchtlichen Schwankungen unterliegt, darf dieses Merkmal nur in Gemeinschaft mit anderen (Ligulalänge, Halmquerschnitt, Blattquerschnitt, Form und Bau der Deckspelze) zur Artbeschreibung herangezogen werden. - Die Ährchen von *A. planiculmis* enthalten etwa 5-10 (12) die von *A. adsurgens* (2) 3-4 (6), jene von *A. pratensis* 2-4 (5) und die von *A. alpina* 4-6 Blüten je Ährchen. Größe und Färbung (Scheckung) der Ährchen, wie auch die Länge der Ährchenstiele können ebenfalls nur bedingt als Merkmale verwendet werden (cf. GAYER 1932! - s. auch Abschnitt 3).

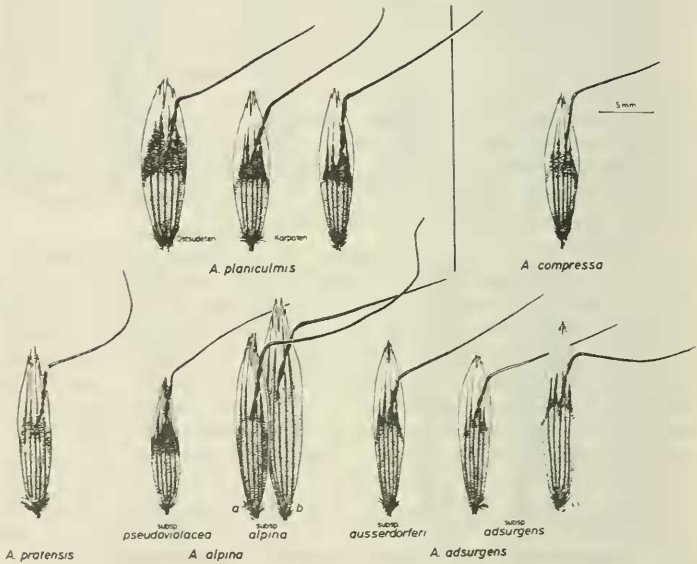


Abb. 6. Jeweils die unterste Deckspelze (d_1) eines Ährchens der behandelten *Avena*-Sippen (Abschnitt 2.2.2.(3); von *A. alpina* subsp. *alpina* wurde je eine Deckspelze einer südalpinen (a) und einer schottischen Pflanze (b) gezeichnet - vgl. Abschnitt 3.4.1.

Soll ein Vergleich dieser Kriterien hieb- und stichfest sein, so bedarf es eines einheitlichen Vorgehens im Zuge der Datensammlung. Unsere Angaben stammen einmal von vollentfalteten Rispen und da wiederum von jeweils mehreren, frisch erblühten Ährchen. Größere Unstimmigkeiten in der Literatur gehen wahrscheinlich auf Angaben zurück, die von verschiedenen alten Organen gewonnen worden sind. Davon sind in gleichem Maße frühere Angaben über die Anzahl der Blüten pro Ährchen (HAUSMANN 1854, BABINGTON 1867, ASCHERSON & GRAEBNER 1899, DALLA TORRE 1899, HEGI 1907, ST.-YVES 1931, ALSCHINGER 1932, HAYEK 1956, LEEDER & REITER 1959 u. a.) betroffen. Innerhalb unserer Formenkreise hebt sich lediglich *A. planiculmis* deutlich an Hand der Blüten/Ährchen von den übrigen Sippen ab. Die oberste Blüte eines Teilblütenstandes ist zumeist steril, die unteren sind wohl in der Mehrzahl der Fälle zwittrig.

(3) Hinsichtlich unserer Fragestellung kommt im Bereich der Blüte namentlich der Deckspelze (lemma) einiger systematischer Wert zu. Dies betrifft sowohl ihre Form, als auch die relative Länge der vier starken Seitennerven; die Deckspelzen - untersucht wurde jeweils die unterste eines Ährchens (d_1) - sind überdies im oberen Drittel mit einem Hautrand versehen, der entlang der Mittellinie + weit herab gegen die Ansatzstelle der Granne geschlitzt ist ("bilobate Spelze mit dorsaler Granne", BUTZIN 1969 - Abb. 6).

Bei *A. planiculmis* und bei *A. adsurgens* s.l. sind die Deckspelzen + länglich-oval (bei ersterer überdies breiter und gedrungener!) gegen das freie Ende hin + spitz zulaufend und oberhalb der Grannen-Ansatzstelle + tief längsgeteilt; knapp unterhalb der Spitze weist der häutige Teil je Seite 1-2 + anliegende Zähne auf. Die Seitennerven enden zumeist schon im chlorophyllführenden Teil oder erstrecken sich nur mehr sehr undeutlich gegen die Spitze des Hautrandes. - *A. pratensis* s.l. und *A. alpina* s.l. besitzen meist + ovale Deckspelzen, deren (+ schmal ausgezogene) Spitzen häufig längere Zähne tragen; sie werden bei *A. pratensis* von den Seitennerven erreicht, während sie bei *A. alpina* oft nur mehr undeutlich + gegen die Spitzen hin ziehen, wenn sie nicht schon knapp vorher im Hautrand enden (HESS, LANDOLT & HIRZEL 1967)¹⁾.

¹⁾ Es sei besonders darauf verwiesen, daß diese Befunde von einer großen Anzahl von Einzeluntersuchungen abgeleitet worden sind; dementsprechend müssen auch bei einer Bestimmung immer mehrere Deckspelzen einer Pflanze untersucht werden!

Tabelle 1. Übersicht der wichtigsten in Abschnitt 2 und weiterer in den folgenden Kapiteln besprochenen diakritischen Merkmale (L. = lang; br. = breit; N. = Nerven)

	A. planticulmis s. l.	A. adurgens subsp. adurgens	A. adurgens subsp. auserdorferi	A. alpina subsp. pseudoviolacea	A. pratensis s. l.
Farbe d. vegetativen Organe					
-Höhe	50-100(120) cm	40-80(100) cm	(25)40-50(60) cm	(20)30-40(50) cm	30-50(70) cm
-Grund	stark zusammen- gedrückt	mäßig ... schwach zusammenge- drückt	drückt (... + rund)	nicht/kaum zusammengedrückt, + rund	
-Blatt- scheiden	deutlich zusam- mengen gedrückt, 2-schneidig; oft stark rauh	+ elliptisch/oval, ... + rund, nicht 2-schneidig zusammengedrückt schwach rauh ... verkahlend	schwach rauh + glatt, selten schwach rauh	nicht zusammengedrückt, + rund zumeist + glatt + glatt ... schwach rauh	+ rund + rauh ... ver- kahlend
-Blatt- spreiten: Grund	fallweise mit fällige Cilien, Cilien: 0, 5- 0, 75 mm	meist ohne auf- fällige Cilien, Zähnechen: 0, 3- 0, 5 mm	keine auffälligen Cilien, durch Zähnechen + rauh: kürzer als 0, 3 mm		
-Blatt- Ligula	6-8(10) mm	(4)4, 5-8(7) mm	+ 4 mm	2, 5-4 mm	2-3(4) mm
Außläufer		stets vorhanden		fehlen zumeist	
-Sprosse (dies- jährig)		ausschließlich extravaginal		zumeist extravaginal, gelegentlich auch intravaginal	vorwiegend intravaginal
-Blatt- spreiten	bis 50 cm l. (8)10-15(20)mm 25-31 N. br.	10-30(47) cm l. 3-6/4-9 mm br. (15)17-21(25) N.	(15)20(30) cm l. 2-3 mm br. (13)15-17(21) N.	10-15(30) cm l. 2-3(4) mm br. 11-13(15) N.	6-30 cm l. 1,5-2(3) mm br. 11-13 N.
Rispe	(10)18-26(30)cm l. Index: 5-8 15-35 Ährchen	8-15 cm l. Index: 8-14/5-9 8-24 Ährchen	9-17 cm l. Index: 5-11 8-17 Ährchen	10-18 cm l. Index: 4-7 10-20 Ährchen	(5)8-11(18) cm l. Index: 8-14 4-23 Ährchen

Deckspelze (d ₁) cf. Abb. 6	+ obovat, in eine + deutliche, fein gezähnte Spitze auslaufend; die vier Seitennerven erreichen entweder die vier Zähne des Hautrandes oder sie enden knapp davor im Hautrand				3-10 mm	
längere Pedicellen	10-15 mm	0, 5-15 mm	0, 5-20 mm	10-15 mm	0, 5-10(15) mm	
ökologische Besonder- heiten der Standorte	+ feucht (Kristallin) (sauer?) + ozeanisch	extrem trocken ... mäßig feucht + bodenvag (+) kontinental	wärmebegünstigt bei hoher Luft- feuchtigkeit Kristallin (sauer) "zentralalpine" Klimavariante!	(mäßig) trocken bis mäßig feucht + basiphil mäßig kontinental	mäßig trocken ... mäßig feucht bei hoher Luft- feuchtigkeit + basiphil "südalpine" Klimavariante!	trocken ... mäßig feucht + basiphil (gemäßigt) ozeanisch... mäßig kontinental
Höhenstufen- Verteilung	+ 1000-1500 m hochmontan ... subalpin	(300)500-800 (1000 m) obere colline St. ... montan (subalpin)	+ 1000-2000 m zentralalpine Lärchenstufe	(500)-700-1500 (1900 m) montan ... subalpin	+ 1600-2200 m subalpin ... alpin	? - 500(700) m (planar?), collin ... untere montane Stufe
allgemeine Verbreitung (provisorisch)	disjunkt; mittel- europäisch boreoatlantisch/ W-britisch; SW-Schottland(?), Ostaudeten und Karpaten	zentral-europä- isch/ostalpin - pannonisch (-sarmatisch); Siebenbürgen, N- Balkan, Piemont (?)	zentralalpiner Endemit (?); NE-liches Süd- tirol, Ober- kärnten (?), Lun- gau, Obersteier- mark	disjunkt (?); boreoatlantisch/ schottisch-zen- tral-europäisch/ ostalpin Schottland/High- lands; Nord- und Süd- tirol, Monte Baldo	mitteleuropäisch/ ostalpin; Endemit (?) der süd- lichen Kalkalpen; Nordtirol, Dolomiten	west-/mittel-/ nordeuropäisch- sarmatisch (?); Europa mit Aus- nahme der Arktis, des Alufolde und der sommer- dürren Mediter- raneis

In den Deckspelzen von *A. adsurgens* subsp. *adsurgens* sowie von *A. planiculmis* enden die Seitennerven zumeist bereits deutlich unterhalb der Zähne des Hautrandes.

Die Scheckung der Ährchen geht darauf zurück, daß die oberen Partien des chlorophyllführenden Teils der Deckspelze + violett überlaufen sind (in Abb. 6 dichter gepunktet - s. auch Abb. 8, b, d). *A. planiculmis* und *A. alpina* subsp. *pseudoviolacea* sind intensiver gefärbt, während dieses Merkmal bei subsp. *adsurgens* (ebenso wie bei *A. compressa*) ausgesprochen variiert; *A. alpina* subsp. *alpina*, wie auch *A. adsurgens* subsp. *ausserdorferi* zeigen häufig keine Scheckung. Entgegen dieser in der Literatur weit verbreiteten Meinung (ASCHERSON & GRAEBNER 1899, DALLA TORRE & SARNTHEIM 1906, HEGI 1907, 1936, FRITSCH 1922 u. a. m.) können die Deckspelzen von beiden sehr wohl + kräftig violett überlaufen sein.

Bei den uns vorliegenden Pflanzen entspringt die Granne am Rücken der d_1 + in oder (geringfügig) oberhalb der Mitte (cf. HOLUB 1961; HACKEL 1905, in sched., IF); sie ist gekniet und besteht aus einer + bandförmigen, gedrehten Columna und einer längeren Subula (ST.-YVES 1931, POTZTAL 1951 a, 1951 b, HOLUB 1958). - Früher wurde vielfach schon geringfügigen Lagevarianten der Insertionsstelle der Granne Bedeutung beigemessen (HAUSMANN 1854; FRITSCH 1897, 1909, 1922; POSPICHAL 1897; DALLA TORRE 1899; ASCHERSON & GRAEBNER 1899, HEGI 1907; ST.-YVES 1931; GERVAIS 1973 b). Auffälligere Abweichungen mögen für die Gattungs-Systematik bedeutend sein (HOLUB 1958, 1962), für unsere Sippen darf aber dieses Kriterium aus den oben genannten Gründen vernachlässigt werden.

Verschiedentlich wurde auch die Callus-Behaarung für eine weitere Unterteilung in Varietäten etc. herangezogen (cf. BORBAS 1878, 1887, GAYER 1932); unseres Erachtens ist es überflüssig auf diese Fragen näher einzugehen, weil dieses Merkmal durch eine enorme Veränderlichkeit ausgezeichnet ist (s. GAYER 1932, HOLUB 1962).

Hüllspelzen, Lodiculae, Vorspelzen etc. ließen sich innerhalb unserer Formkreise noch nicht in wünschenswerter Weise systematisch auswerten; sie wurden allerdings früher zum Zweck der Artumschreibung herangezogen (PODPÉRA 1904; HEGI 1907; ST.-YVES 1931, GAYER 1932; BUTCHER 1961; HOLUB 1961, 1962;

CLAPHAM, TUTIN & WARBURG 1962; HUBBARD 1973).

Die für eine Gliederung unserer Sippen wichtigen Merkmale sind in der Tabelle 1 in Übersicht wiedergegeben.

(4) Chromosomenzahlen: Mit Ausnahme von *A. adsurgens* s.l. und *A. pratensis* s.l. besitzen alle behandelten Arten einheitlich eine hohe Zahl von $2n = + 126$ (= 18x) (vgl. REESE 1953; LITARDIERE 1950; MAUDE 1939, 1940; GERVAIS 1966, 1968 b, 1973 b; HEDEBERG 1961). Innerhalb von *A. adsurgens* wurden in Steiermark und Kärnten allerdings auch niedrigere Zahlen gefunden: $2n = 98$ (14x); $2n = 112$ (16x) (s. auch GERVAIS 1973 b).

Die "aneuploiden" Zahlen von $2n = + 100$, $+ 120$, 124 , 125 (GERVAIS 1973 b) existieren sicherlich, doch darf nicht übersehen werden, daß es aufgrund gewisser methodischer Schwierigkeiten nicht ausgeschlossen ist, daß derartige Zahlen gegebenenfalls auf Artefakte (Verklumpung von Chromosomen, Platzen der Kerne, geringer Kontraktion oder Zerreißen der Chromosomen etc.) zurückgehen können.

In dieser Studie begnügen wir uns mit der bloßen Wiedergabe der von uns ermittelten Zahlen (Abschnitt 3.); von einer Veröffentlichung entsprechender Mitose- und Meiose-Bilder haben wir aus zwei Gründen Abstand genommen: Einmal hat vor noch nicht allzulanger Zeit GERVAIS 1973 b seine karyologischen Analysen durch ausgezeichnete Figuren und Mikrophotos belegt; zum anderen soll unser Bildmaterial später, jedoch in einem anderen Zusammenhang, publiziert werden.

3. Die behandelten Formenkreise

3.1. *Avenula planiculmis* (SCHRADER) SAUER & CHMELITSCHK, comb. nova (Tafel 1)

Basionym: *Avena planiculmis* SCHRADER, Fl. Germ. I: 381 (1806).

Holotypus: In humidis montis Schneeberg in Comit. Glazensii Silesiae (SELIGER) - ex SCHRADER l. c.: 382.
Der Typusbeleg ist uns nicht vorgelegen; vgl. hierzu HOLUB 1961: 237.

Synonyme

Avena latifolia HOST, Icon. et Descr. Gramin. Austr., 4: 19, tab. 32 (1809).

Avenastrum planiculme (SCHRADER) OPIZ, Seznam rost. Květ (České, 20 (1852); - JESSEN, Deutschl. Gräser, 216 (1863)²⁾.

Heuffelia planiculmis (SCHRADER) SCHUR, Enum. Pl. Transsilv., 762 (1866).

Avena pratensis subsp. II. *planiculmis* (SCHRADER) SAINT-YVES, Candollea, 4: 451 (1931).

Helictotrichon planiculme (SCHRADER) PILGER, Fedde Rep. Spec. nov. Regni Veget., 45: 6 (1938).

Avenochloa planiculmis (SCHRADER) HOLUB, Acta Mus. Nation. Pragae, 17, B (5): 237 (1961).

Im Bereich der Sudeten und wohl auch noch z. T. der Kleinen Karpaten ist *A. planiculmis* verhältnismäßig leicht kenntlich und gegenüber den anderen Arten ohne sonderliche Schwierigkeiten abzugrenzen. In den Wald-, Ost- und Südkarpaten bedürfen wir dazu allerdings diffiziler Methoden.

Wohl unter dem Eindruck der überzeugenden Argumente von GAYER 1932 (cf. WIDDER 1939, JANCHEN & NEUMAYER 1944 b, JANCHEN 1959, 1963) hat jüngst HOLUB 1972 in völliger Übereinstimmung mit GAYER das Vorkommen einer Großart, "*Avenochloa adsurgens*", von Siebenbürgen über die Ostalpen bis Piemont gefordert. Es ist uns in der Tat - ebenso wie HOLUB 1961 und GAYER 1932 - manchmal schwer gefallen, *A. adsurgens* und *A. planiculmis* im Karpatenbogen sauber voneinander zu trennen. Diese Tatsache hat schon GAYER 1932 dazu veranlaßt, wenigstens die "schmalblättrigen" Sippen zusammenzufassen und als einen "Hybrid"-Komplex zwischen *A. planiculmis* und *A. pratensis* darzustellen und als solchen auch gegen die beiden genannten Arten abzugrenzen: "Vergeblich habe ich mich bemüht zwischen *A. microstachyum* BORB., *subdecurrens* BORB., *adsurgens* SCHUR, dann *tauri-*

²⁾ Entgegen der älteren Auffassung, welche noch JANCHEN & NEUMAYER 1944 a vertreten haben, gibt indes KERGUELEN 1975 - wohl HOLUB 1961, 1962 folgend - den von OPIZ veröffentlichten Kombinationen gegenüber den bisher gebräuchlichen von JESSEN 1863 den Vorzug.

nensis BELLI, ferner dem Pernegger PREISSMANN-schen *A. planiculme* und dessen var. *glauca* einen greifbaren Unterschied herauszufinden".

Ohne genaue vergleichende Untersuchungen gestaltet sich eine Trennung zwischen *A. planiculmis* und *A. adsurgens* nach wie vor äußerst schwierig. Hinsichtlich ihres Habitus scheinen sich die beiden Arten in Siebenbürgen sehr nahe zu kommen, so daß wir mit HOLUB 1961 übereinstimmen möchten, der die beiden Formenkreise für nächst miteinander verwandt ansieht.

Dieser Meinung können wir einige, unseres Erachtens nicht unbedeutende Befunde an die Seite stellen: Wie Abb. 3 deutlich erkennen läßt, besitzen die eigentlichen Gebirgssippen von *A. planiculmis* sowohl aus den Sudeten, wie auch aus den Karpaten gute Übereinstimmung in den Querschnitten der Innovationsblätter (MORARIU & BELDIE 1972); die transsilvanischen Sippen bilden jedoch z. T. über den Nerven deutlichere Rippen aus als die sudetischen Pflanzen, ihre Sklerenchym-Elemente an den Blatträndern und unter dem Mittelnerv sind mächtiger, worin sie *A. compressa* ähneln (s. Abb. 3). - Die Deckspelzen sind \pm breit-oval bzw. -elliptisch, an der Spitze vierzählig, und die vier Seitennerven enden meist bereits deutlich vor den Zähnen im Hautrand (Abb. 6).

Die Innovationsblätter von *A. adsurgens* erreichen - ganz abgesehen von der jeweiligen Blattbreite - in der Regel die hohe Nervenzahl; die Deckspelzen sind schmaler, ihre Seitennerven enden grundsätzlich im Hautrand, laufen aber gelegentlich (wenn auch nicht gerade sehr deutlich) näher an die Zähne des Hautrandes heran.

Ein weiteres Merkmal, die Oberflächenbeschaffenheit der Halmblätter, wurde bisher allerdings noch weniger eingehend vergleichend behandelt. Der Blattrand ist an der Übergangsstelle von Lamina und Vagina bei *A. planiculmis* wenigstens fallweise von \pm 0,5-0,75 mm langen Cilien deutlich rau (Abb. 5 - linke Seite der Figur von Pflanzen aus den Ostsudeten). - Die ostalpinen Sippen haben in diesem Merkmal eine andere Ausgestaltung: Der Blattrand ist im Bereich der Scheidenmündung durch Zähnchen ($>0,3$ mm) schwach rau. Cilien fehlen meist oder sie sind (gelegentlich) nur weniger auffällig und kürzer ($>0,5$ mm, sie liegen dann dem Blattrand \pm dicht an).

Die bereits abgestorbenen basalen Scheiden der Halme werden bei *A. planiculmis* oft pergamenten-häutig, weich und dünn, nicht aber bei (ostalpinen Pflanzen von) *A. adsurgens*. Weiters sind die Halme von *A. planiculmis* gegenüber denen von *A. adsurgens* durch kräftigeren und höheren Wuchs gekennzeichnet; erstere fallen durch deutlich zusammengepreßte Halme und deutlich zweischneidige Scheiden auf; die Halmblatt-Ligula mißt bei *A. planiculmis* 6 bis 8 (10) mm, bei *A. adsurgens* s.l. ± 4 (bis 7) mm. Überdies vermittelt uns die Ausgestaltung der Blütenstände noch Hinweise auf die Sippenzugehörigkeit: Der voll entwickelte Blütenstand ist bei typischer *A. planiculmis* meist \pm unterbrochen, da die Seitenachsen weniger gestreckt und die Ährchen abschnittsweise um die jeweiligen Knoten gehäuft sind (Tafel 1); *A. adsurgens* besitzt eine zwar lockere, aber nicht so betont unterbrochene Infloreszenz (cf. Abb. bei HOOKER & SOWERBY 1831 und Abb. 8, c). Schließlich ist *A. planiculmis* auch in der Kultur niemals blaubereift!

Die am Südrand der Kleinen bzw. Nord-Karpaten, vor allem aber im zentralen siebenbürgischen Bergland lebenden Sippen stellen in ihrer morphologischen Ausgestaltung tatsächlich gewisse Übergänge zwischen der eigentlichen sudetisch-karpatischen *A. planiculmis* (fallweise Rauheit der Halm-Blattscheiden) und den ostalpinen Sippen von *A. adsurgens* (Innovationsblätter, Ligula, Deckspelze, Infloreszenz) vor (cf. WAHLENBERG 1814 und "A. scabra" KITAIBEL 1863). Sie dürften (*A. adsurgens*) dort auch vornehmlich an trockenere bis \pm xerische Standorte in geringerer Höhe angepaßt sein, während die um *A. planiculmis* gescharten Sippen doch häufig feuchtere Standorte und damit auch höhere Lagen der Gebirge bevorzugen.

Auf Grund dieser Befunde und aufgrund unserer vergleichend-morphologischen Analysen müssen die im Schrifttum verschiedenst interpretierten \pm breitblättrigen Gebirgssippen zu *A. planiculmis* s.l. gestellt werden; da aber zwischen den klassischen Vorkommen in den Ostsudeten und jenen in den Süd-Karpaten ein gewisser (vielleicht clinal bedingter) Abänderungsspielraum festgestellt werden kann, fassen wir alle mit einer entsprechenden Merkmalsgarnitur ausgestatteten Pflanzen in einen Formenkreis zusammen, den wir vorderhand *A. planiculmis* s.l. bezeichnen wollen (cf. GRECESCU 1898; MORARIU & BELDIE 1972).

Die schmaler-blättrigen Pflanzen Zentralsiebenbürgens schlagen wir aus praktischen und historischen Gründen in Anlehnung an

GAYER 1932 und HOLUB 1972 vorderhand noch zum folgenden Sippen-Komplex von *A. adsurgens* s.l.

Descriptio

Gramen perenne, + 50-100 (120) cm altum, validum. -- Culmi (laxe) caespitiosi vel + solitarii, e basi + arcuata strictissime erecti, compressi, basi et innovationibus et stolonibus validis subterraneis, + 5-10 cm ... longis. - Foliorum vaginæ valide compressæ, distincte ancipites, asperrimæ, vel glabrescentes, ore ligula ornatae; inferiores dilute fuliginosæ vel stramineæ; superiores virides, interdum dilute ampliatae vel paululum inflatae, internodio summo multo breviores. Ligulae membranaceæ, albæ, late triangulari-lanceolatae, acutæ vel/et acuminatae, integræ vel demum + laciniatæ, 6-8 (10) mm longæ. Laminae + oblongi-lanceolatae, + planæ vel conduplicatæ, subtus carinatae, apice + cucullatæ et apiculatæ, + saturate virides, margine et utrinque nervis asperæ, basi margine sæpissime ciliis + 0,5-0,75 mm longis munitæ, laminae foliorum summorum + (5) 10-15 cm longæ et + 6-8 mm latae. -- Inflorescentia + elongati-ovata, + interrupte paniculata, (10) 18-26 (30) cm longa, indice (longitudo: latitudini) 5-8, spiculis 15-35 prædita; axis primarius strictissimus, ramis secundariis plurimis, + suberecti-patentibus; pedicelli asperi, apice dilute incrassati, circiter (0,5) 1,0-1,5 cm longi. -- Folia innovationum vaginis valide compressis et scabrose ancipitibus, basalibus pallide fuliginosis vel indistincte viridibus ac tum + violacei-suffusis. Ligula brevior, + 4-6 mm longa. Laminae linearis, + planæ vel + conduplicatæ, apice + cucullatæ et apiculatæ, subtus carinatae, saturate virides, usque ad 50 cm longæ et + 10-15 mm latae, utrinque asperæ, marginibus cartilaginei-denticulatis, sectione transversa supra 8-15 cellulae bulliformes in 2 sulcis, 25-31 nervis, nonnullis exceptis trabeculis sclerenchymaticis præditis. -- Spiculae sub anthesi anguste ovati-lanceolatae, 20-28 mm longæ, virides, + badii-variegatæ, floribus 5-10 (12) munitæ. Glumæ 2, coriaceæ, inaequales, ovati-lanceolatae, acutissimæ, scariosi-marginatæ, trinerviae, spiculis tertiam vel dimidiam partem breviores. Lemma infimum + lati-obovatum, acuminatum, medio vel paululum supra medio dorsi aristatum, coriaceum, viride vel badie variegatum, late scariosi-marginatum apice + profunde incisum et + denticulatum, nervibus 5, mediano in aristam geniculatam transeunte, nervi laterales 4, sæpissime infra margine scarioso terminati. Antherae 3, flavescens vel luteæ, usque ad 5-6 mm longæ. -- Numerus chromosomatum: $2n = +120-126 (+2B)$.

Karyologisch überprüfte Pflanzen

Frühere Zählungen hat GERVAIS 1973 b: 25, 98 zusammengestellt; in allen Fällen wurden hohe somatische Zahlen (+ 18 x) gefunden.

Etwa 126³⁾ (REESE 1953); "c. 120" (SKALINSKÁ 1963) oder 126 bzw. 126 + 2B (GERVAIS 1966, 1973 b).

Eigene Zählungen³⁾

Hochgesenke; Velka Kotlina, Hort. Bot. Prag-

Pruhonice (HBM: H-144) und Bot. Garten

Zakopane/1966 (HBM: H-145):

2n = +120, +126

Standort und Verbreitung

Als Standort bevorzugt *A. planiculmis* wohl feuchte, + quellige Wiesen über Kristallin oder über einem anderen, wohl + sauer reagierenden Substrat, in einer Höhe um und über 1000 m. (cf. SCHRADER 1806, SCHUR 1866, HEGI 1907 u. a.).

Im Süden des Gebietes (s. Karte, Abb. 7) scheinen die entsprechenden Sippen allerdings an zeitweise mäßige Trockenheit angepasst zu sein; dort wachsen sie auch in + lockeren Bergwäldern. Im großen und ganzen bevorzugt *A. planiculmis* wohl die hochmontane bis subalpine Stufe.

Das Areal dieser Art ist noch keineswegs völlig bekannt; unseres Wissens existiert davon auch keine das gesamte Gebiet erfassende Verbreitungskarte. Wie vorher aufgezeigt worden ist, kommt *A. planiculmis* mit Sicherheit in den Ostsudeten (Hochgesenke - Altvater, Glatzer/Spiegglitzer Schneeberg) und nach HOLUB 1959 außerdem noch von der Fatra bis zum Branisko- und Ztratená-Gebirge vor; (s. Abschnitt 3.2.); habituell etwas abweichende Sippen auch im Karpaten-Bogen (s. vorher und BLUFF, NEES-ESENBECK & SCHAUER 1836; SCHUR 1866, ASCHERSON & GRAEBNER 1899; HEGI 1907; DOSTAL 1950; RACIBORSKIEGO & SZAFER 1919; MORARIU & BELDIE 1972). *A. planiculmis* fehlt indes den Alpen vollständig (s. HAYEK 1903, VIERHAPPER 1901; GAYER 1932; WIDDER 1939; JANCHEN & NEUMAYER 1942,

Die hier aufgeführten Pflanzen erhielten wir durch freundliche Vermittlung von Herrn Dr. J. HOLUB, Prag-Prhonic; dafür sei ihm an dieser Stelle herzlichst gedankt.

1944 b, JANCHEN 1959, HOLUB 1972, ...). Hier ist *A. adsurgens* lange Zeit (in Steiermark etwa seit MALY 1868) völlig verkannt und auch ständig noch mit anderen Arten verwechselt worden. Dies trifft wohl gleicherweise für die bei Turin isoliert vorkommenden Sippen zu. - Weitere Angaben aus Gebieten südlich der Donau (ASCHERSON & GRAEBNER 1899, HEGI 1907, KOCH 1907, HAYEK 1932, RITER-STUDNICKA 1957, JORDANOV 1963 u. a. m.) sind nach wie vor höchst zweifelhaft; soweit wir Belege einsehen konnten, die aus Balkanländern stammen, gehören sie wohl zum Formenkreis von *A. adsurgens* s. latiss. (cf. HOLUB 1961; s. Karte Abb. 7), wenn sich die in der Literatur niedergelegten Angaben z. T. nicht gar auf noch andere, weniger bekannte Sippen beziehen. Diesbezüglich werden zur Zeit eingehendere Untersuchungen ausgeführt.

Hinter der öfter aus Sibirien zitierten *A. planiculmis* dürfte sich in Wirklichkeit die ebenfalls noch recht ungenügend bekannte *A. dahurica* verbergen.

Als Fehlinterpretationen dürfen wohl Meldungen aus der Umgebung von Heiligenblut in Kärnten gewertet werden (BLUFF, NEES-ESENBECK & SCHAUER 1836, PACHER 1881), welche offenbar auf ZUCCARINI (ex PACHER 1881) und REICHENBACH 1830 bzw. HOPPE 1827 (ex PACHER 1881) zurückzuführen sind (cf. auch Abschnitt 3. 2. 2).

Andererseits beruhen Angaben von *A. alpina* (GRECESU 1898) oder von *A. praeusta* (FUSS 1866, SCHUR 1866) aus Transsilvanien sicherlich auf Fehlbestimmungen (s. auch Abschnitt 3. 4.).

Völlig ungeklärt sind immer noch die Angaben von *A. planiculmis* aus dem nördlichen Kleinasien (ASCHERSON & GRAEBNER 1899, HEGI 1907, 1936).

Sehr aufschlußreich waren Herbar- und Literatur-Studien im Zusammenhang mit *A. alpina* (Abschnitt 3. 4). Demnach kennzeichnen ähnlich unklare Vorstellungen, wie sie oben geschildert worden sind, letztlich auch die Systematik der schottischen Wildhafer.

Nach DRUCE 1932, CLAPHAM, TUTIN & WARBURG 1962, PERRING & WALTERS 1962, CADBERY, HAWKES & READETT 1971 sollen dort lediglich *A. pubescens* und *A. pratensis* beheimatet sein. SMITH 1811 hat für das Gebiet eine *A. alpina*

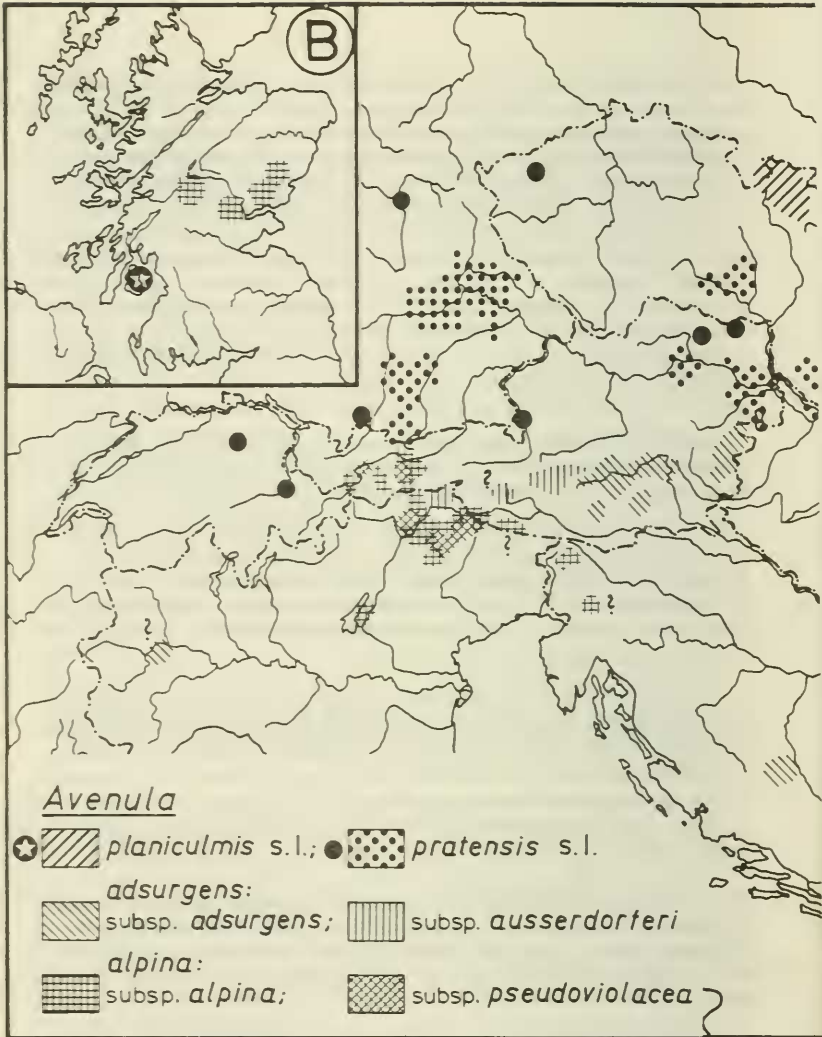
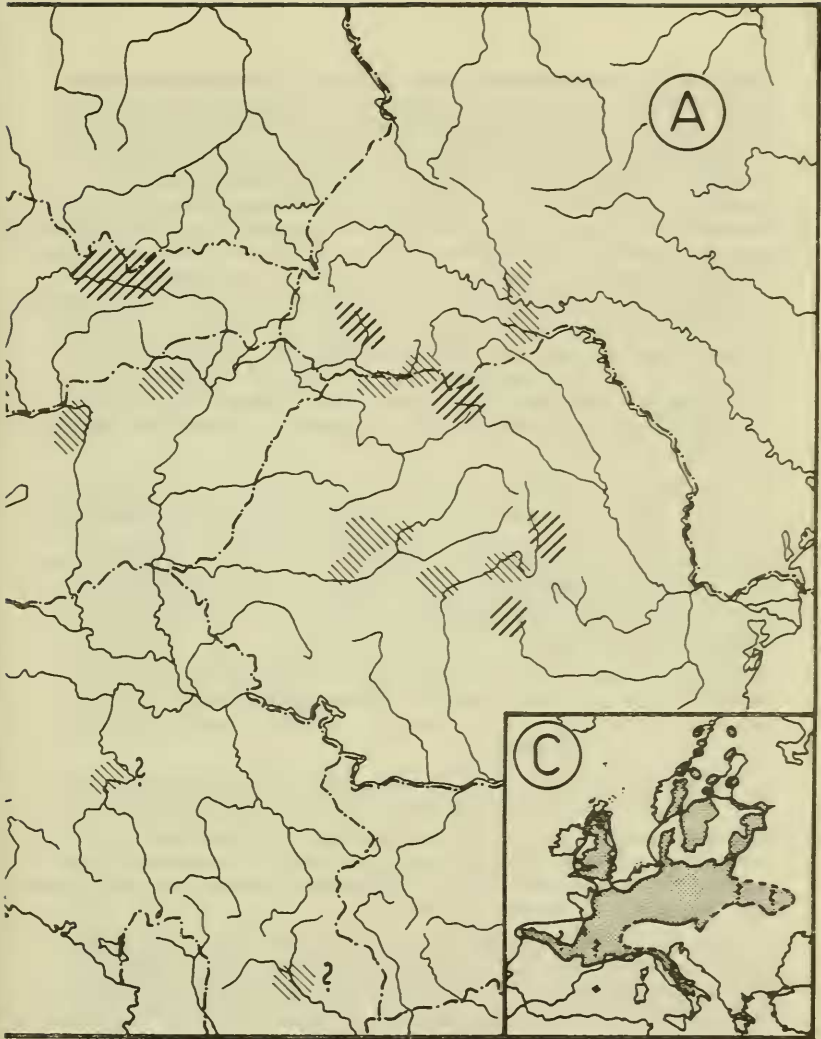


Abb. 7. Stand der gegenwärtigen Kenntnis der Verbreitung der näher untersuchten *Avenula*-Sippen in Mittel- und Ost-Europa (A); - B = schottisches Teilareal von *A. alpina* subsp. *alpina* und von *planiculmis*-ähnlichen Pflanzen (s. Abschnitt 3.1); -



C = Gesamtverbreitung von *A. pratensis* s.l. verändert nach PERRING & WALTERS 1962; MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965, sowie ZIELONKOWSKI 1973, die in ihrer Zugehörigkeit zu *A. pratensis* umstrittenen Pflanzen aus dem Kaukasus wurden nicht berücksichtigt.

beschrieben; etwas später führen HOOKER 1821 und HOOKER & SOWERBY 1831 noch eine vierte Art, *A. planiculmis*, auf. Wenn ihre gut und durchaus charakteristisch abgebildeten und beschriebenen Pflanzen tatsächlich von Schottland (Insel Arran) gestammt haben, wie sie behaupten, ist wohl nicht daran zu zweifeln, daß gewisse Sippen, die dem Formenkreis von *A. planiculmis* s.l. nahestehen oder wenigstens habituell gleichen, auch auf den britischen Inseln leben (cf. NYMAN 1878-1882). Ein von dort stammender Beleg - "Scotland, legit DUCROI" (W) - scheint diese Ansicht zu erhärten! Er besitzt zwar kürzere Ligulae (Abb. 5), an Querschnitten von Innovationsblättern, die morphologisch jenen aus den Sudeten gleichen, wurde überdies die für *A. planiculmis* höchste Nervenzahl von 29-31 festgestellt (s. Abb. 3). Überdies ist HOOKER & SOWERBY bereits die charakteristische Bekleidung der Scheiden aufgefallen, wie sie in Abschnitt 2. beschrieben worden ist.

Die Ausführungen von HOOKER & SOWERBY, wie vor allem auch von SMITH dürften in der Folgezeit wohl mehrfach falsch gedeutet worden sein, wenn z.B. BABINGTON 1867 "*A. planiculmis* of E. B. S. 2684" [= HOOKER & SOWERBY 1831] für eine *A. pratensis* ansieht: "Differing in its greatly compressed st. [em], strongly keeled sheaths and more branched panicle" (Näheres darüber s. auch Abschnitt 3.4.).

Spätere Autoren dürften durch die Ausführungen von SAINT-YVES 1931 in entsprechenden Ansichten bestärkt worden sein, wenn er *A. planiculmis* lediglich als Unterart (!) von *A. pratensis* gelten läßt.

Sicherlich ist diese Interpretation der uns zugänglichen Daten schottischer Hafer noch keineswegs in allem abgesichert; dennoch sollten aber die wenigen verbürgten Angaben nicht einfach als "überholt" abgetan werden, sondern vielmehr (als sicher brauchbare) Arbeitshypothese zu einer Überprüfung offenbar in Vergessenheit geratener Meldungen anregen.

Aus diesem Grunde haben wir hier die breitblättrigen schottischen Pflanzen einer Erwähnung durchaus für wert erachtet; wir haben sie daher auch in der Karte (Ab. 7, B) - um sie optisch von den mittel- und osteuropäischen Sippen abzuheben - aber mit einer für sie verschiedenen Signatur eingetragen.

Gesehene Belege

Schottland: [allgemein], DUCROI (W).

Tschechoslowakei, Mähren: Hochgesenke, 1846, PROUOPP (GZU); -, SPTZIER (M); -, ZUCCARINI (M); -, Velka Kotlina (Großer Kessel); [18] 78, BACHMANN (GZU); 1931, COHRS (M); 1914, HOFMANN (GZU); 1927, KRUBER (M); 1928 LADEMANN (M); 1911, 1932, LAUS (M); 1876, OBORNY (GZU); 1931, OTRUBA (M); 1895, PROHASKY (M); -, PRITZEL (M); -, SENDTNER (M); [1] 847, SPATZIER (GZU); - Kulturpflanzen, 1969, 1970, 1974, SAUER (Sa)⁴); -, Goldensteiner Schneeberg; [1] 847, SPATZIER (GZU, M); -, Thessthal, [18] 76, - (GZU); -, Glatzer Schneeberg, 1937, LAUS (M); -, LESSING (M); -, Peterstein, 1871, FRITZE (M); 1909, LAUS (GZU); 1919, - (M); 1892, - (GZU); -- Slowakei, Zentralkarpaten: Nízke Tatry, montis Salatin supra Luzna, ca. 1580 m, 1930, SILLINGER (W).

Rußland, Ukrainische S. S. R.: Polonia Harmaniaske prope pagum Tiszabogdány, 1500 m, 1939, BOROS (W).

Rumänien, Karpaten: Szkola na Preluku miedzy B. i. G. Czeremoszarn, 1570 m, 1887, WOLOSZYAK (W); -- Comitat Csik: Vöröskő supra Tölgyes, 1901, 1902, DEGEN (BP, W); -, Öném tetje supra Balénbánya, 1911, DEGEN (BP); -, Csomád supra, Tusnád, 1902, CILVELJI (BP); -- Comitat Brassó (Kronstadt): Pojana prope Coronam, 1894, RÖMER (M); - Schuler, 1894, SAGORSKI (WU); 1908, DEGEN (BP); -, Sinaia, "Poiana Stinei", 1963, MERX-MÜLLER (M).

3.2. Avenula adsurgens (SCHUR ex SIMONKAI) SAUER & CHMELITSCHK, comb. nova (Basionym siehe Seite 546)

Avenula adsurgens verkörpert einen morphologisch recht vielgestaltigen Formenkreis, der sich in Siebenbürgen überdies habituell eng an den *A. planiculmis*-Komplex anlehnt; nach Westen hin spaltet er offensichtlich + clinal (HOLUB 1961) in eine Reihe schwer voneinander zu trennender Sippen auf. Es ist wahrscheinlich, daß in Siebenbürgen ähnliche Verhältnisse herrschen, allerdings ermangelt es uns dort eines entsprechenden Überblicks, weil diese Pflanzen immer noch weniger eingehend vergleichend studiert worden sind, als die ostalpinen.

⁴) Sa = Herbarium W. SAUER, München.

Im Bereich der Ostalpen existieren mehrere Sippen, die mit Hilfe der Blattbreite (Nervenzahl), der Ligulalänge, Rispenform und gewisser anderer Baueigentümlichkeiten charakterisiert werden können (s. Tabelle 1, 2 und Abb. 13 - Polygon). Ebenso schwierig wie die Systematik gestaltet sich freilich auch die Taxonomie von *A. adsurgens* s.l., die vor allem durch zahlreiche Mißverständnisse, Fehlinterpretationen und teilweise auch zu großzügig erfolgte Namengebung während früherer Jahrzehnte arg belastet ist.

VIERHAPPER 1898 hat erstmals erkannt, daß zwischen den Sippen aus den Sudeten und aus den Karpaten, sowie aus den Ostalpen und Siebenbürgen bestimmte graduelle Unterschiede bestehen. GAYER 1932 hat dies erstmals klar formuliert; seine Ergebnisse wurden wohl in der Folgezeit nicht recht verstanden, so daß sie mit Ausnahme von WIDDER 1939, JANCHEN & NEUMAYER 1944 b, JANCHEN 1959, 1963 lange Zeit unbeachtet geblieben sind.

GAYER ist zu der Erkenntnis gelangt, daß die siebenbürgischen und ostalpinen Sippen, ja selbst jene isolierten Vorkommen in Piemont (!) einem einzigen Formenkreis angehören, welchen er "*Avenastrum conjugens* (HACKEL)" genannt hat. Nach seiner Vorstellung soll dieser Komplex das Ergebnis wohl von "Introgressionen" zwischen *A. planiculmis* und *A. pratensis* sein, was er u.a. auch in einer Hybrid-Diagnose zum Ausdruck gebracht hat.

Das Konzept von GAYER 1932 (cf. VIERHAPPER 1902!) wurde von HOLUB 1972 aufgegriffen und in taxonomischer Hinsicht, wie wenig später z. T. auch von GERVAIS 1973 b, modifiziert (s. Abschnitt 3.4.). HOLUB 1972 führte seinen früheren Vorstellungen entsprechend (HOLUB 1958, 1961, 1962) einen neuen Namen ein, "*Avenochloa adsurgens* (SIMONK.) HOLUB".

SCHUR 1866 hat dieses Epitheton in seiner neuen Kombination zwar als "nomen nudum" veröffentlicht, welches aber SIMONKAI 1886 wieder aufgegriffen und auf andere Sippen übertragen hat. Die Original-Exemplare von SCHUR stammten vom Schul(ler) bei Kronstadt (Brassó) - (s. Abschnitt 3.1.), SIMONKAI hat sich allerdings auf Pflanzen von Klausenburg (Kolozsvár) bezogen (cf. HOLUB 1972)! - Es war uns - wie offensichtlich auch HOLUB 1972 - bisher noch nicht möglich, die entsprechenden Original-exemplare zu untersuchen. Mit Hilfe der einschlägigen Literaturstellen und einer Reihe anderer Belege aus dem Gebiet lassen sich

allerdings gewisse Anhaltspunkte gewinnen.

SCHUR 1866 hat unter den Sippen von Kronstadt (Brassó) breitblättrige (*A. planiculmis*) und schmaler-blättrige Hafer (*A. "praeusta"* bzw. *A. adsurgens*) unterschieden; erstere siedeln demnach an quelligen Orten "in Höhen von 3000-5000'" und blühen im Juli und August. *A. adsurgens* wächst wohl tiefer auf + feuchten Waldwiesen über Kalk zwischen "2500 und 4000'", sie blühen im Juni und Juli. Herbarbelege aus der Umgebung von Kronstadt sprechen nicht gegen eine solche, höhenstufen-bedingte Trennung.

SIMONKAI selbst hat keine Beschreibung oder Diagnose verfaßt; er beruft sich vielmehr auf die Diagnosen anderer Autoren: Demnach hält er *Trisetaria pratensis* BAUMGARTEN 1816 und *Trisetum compressum* FUSS 1866 für wesensgleich mit *Avena adsurgens* SCHUR 1866 (cf. HOLUB 1972). Obwohl HOLUB 1972 dieser Vorgangsweise zustimmte, ergeben sich aus der Auffassung von SIMONKAI immerhin einige nicht unbeträchtliche Unstimmigkeiten: BAUMGARTEN 1816 charakterisierte u. a. seine *Trisetaria pratensis* durch "fol. [iis] angustis, apice purpureis, rad. [icalibus] longis, involutis, ...". - Involute Blätter treffen für unsere Sippen aber keineswegs zu, da sie einheitlich conduplicate besitzen (cf. HOLUB 1958 - Untergattungs-Diagnosen!); die Blätter von *A. adsurgens* können zwar vereinzelt durch Blätter "apice purpureis" ausgezeichnet sein; ziemlich allgemein dürfte dieses Merkmal jedoch bei wahrer *A. compressa* gefunden werden! - *A. compressa* ist weiters durch kürzere Ligulae (Abb. 5) und durch Deckspelzen ausgezeichnet, deren Grannen kürzere Subulae tragen (Abb. 6).

Die andere Diagnose, auf welche sich SIMONKAI noch beruft (*Trisetum compressum*), dürfte *A. adsurgens* s. latiss. entsprechen. Da aber FUSS 1866 diesen Namen fehlinterpretiert hat und dieser somit auf seine Pflanzen nicht anwendbar ist, war das Vorgehen von SIMONKAI formal gerechtfertigt.

Eine zufriedenstellende Klärung dieser Fragen bedarf allerdings noch weiterer umfassender vergleichend-morphologischer Untersuchungen. Wir folgen bei der Charakterisierung unseres Formenkreises der Umgrenzung von GAYER 1932, wobei wir aber die Sippen aus Piemont, wie auch jene der Balkanhalbinsel nur unter Vorbehalten mit hereinstellen (cf. HOLUB 1972). Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, daß gewisse "Übergangsformen" tatsächlich zwischen siebenbürgischen und jenen in Abb. 7, A einge-

tragenen Sippen in Jugoslawien vermitteln.

In den Ostalpen konnten wir aufgrund morphologischer und ökologischer Eigentümlichkeiten zwei wohl recht nahe miteinander verwandte Sippen unterscheiden, die wir vorerst als Unterarten behandeln wollen: subsp. *adsurgens* s. str. und subsp. *ausserdorferi*.

3.2.1. *Avenula adsurgens* (SCHUR ex SIMONKAI) SAUER & CHMELITSCHKEK subsp. *adsurgens* (Abb. 8)

Basionym: *Avena adsurgens* (SCHUR ex) SIMONKAI, Enum. Fl. Transsilv., 574 (1886).

Typus: Eine endgültige Typifizierung ist zum gegenwärtigen Zeitpunkt aus mehreren Gründen noch nicht möglich (cf. HOLUB 1972). Die vielfältigen Schwierigkeiten, welche diese Sippen jedoch bereiten, ließen es zwar dringend geboten erscheinen, aus dem vorhandenen Material einen "Typus" auszuwählen; hinsichtlich der noch weiter bestehenden Unsicherheiten in der Abgrenzung - insbesondere aufgrund eines Mangels an authentischem Material, so wie an lebenden Vergleichspflanzen aus Siebenbürgen und aus den angrenzenden Gebieten - kann ein solcher Schritt im Augenblick jedoch nur provisorischen Charakter haben.

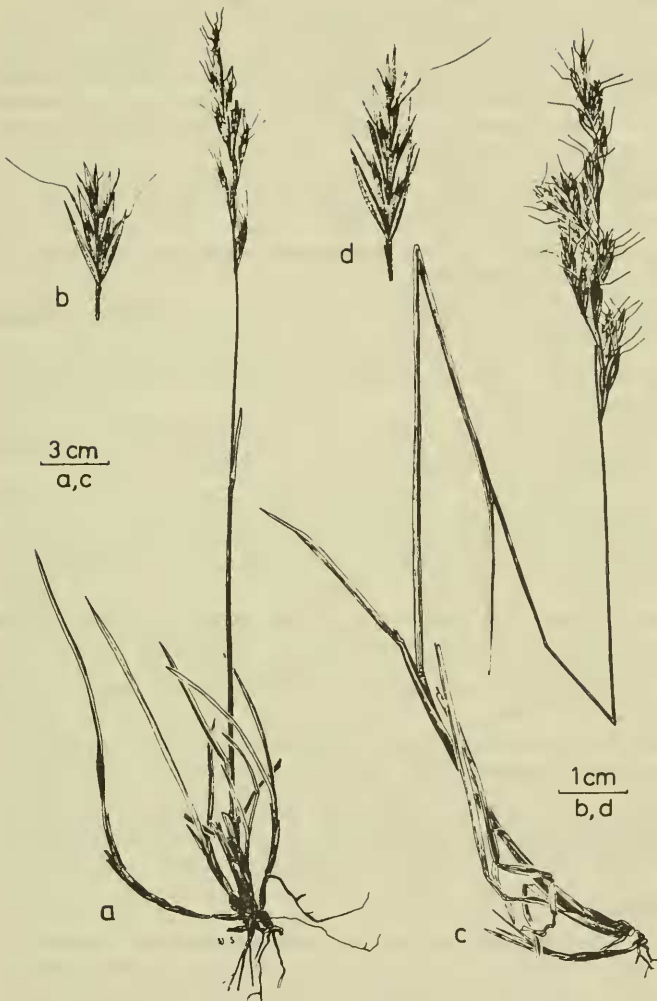
Wir legen daher allen unseren Untersuchungen bis auf weiteres einen Beleg zugrunde, dessen Herkunft und Sammler SIMONKAI 1886 unter anderem ausdrücklich nennt: Transsilvania. In pratis collinis prope urbem Nagy Emyed, leg. CSATO (WU).

Synonyme

Heuffelia praeusta (REICHENBACH) SCHUR, Enum. plant. Transsilv., 762 (1866), p.pte.

Avena adsurgens SCHUR, Enum. plant. Transsilv., 762 (1866), nomen nudum!

Abb. 8. *A. adsurgens* (SCHUR ex SIMONKAI) S. & CH. subsp. *adsurgens*: a = Pflanze von einem sehr trockenen Fundort im Murtal bei Judenburg, Habitus; b = Ährchen; - c = Pflanze der hochmontanen/subalpinen Region der Seetaler Alpen; Habitus, d = Ährchen.



- Avena pratensis* subsp. *subdecurrens* BORBAS, Österr. Bot. Z., 28: 135 (1878).
- Avena pratensis* var. *subdecurrens* BORBAS, Mathem. & termész. Közlem., 15: 313 (1878).
- Avena planiculmis* f. *glauca* PREISSMANN, Österr. Bot. Z., 35 (8): 262 (1885).
- Avena planiculmis* var. *microstachya* BORBAS, Vasvár. növényfö. Fl., 157 (1887).
- Avena pratensis* var. *megastachya* BORBAS, Vasvár. növényfö. Fl., 158 (1887).
- Avena planiculmis* var. β *taurinensis* BELLI, Malpighia, 4: 363 (1890).
- Avenastrum alpinum* (SMITH) FRITSCH, Exc. fl. Oesterr., 53 (1897), p.pte.
- Avena pratensis* subsp. *pratensis* α var. *eu-pratensis* SAINT-YVES, Candollea, 4: 437 (1931).
- Avena pratensis* subsp. *pratensis* γ var. *belliana* (GOLA) SAINT-YVES, Candollea, 4: 442 (1931).
- Avenastrum conjungens* (HACKEL pro var. ex) GAYER, Ann. Sabar. Fol. Mus. 1: 8 (1932).
- Helictotrichon conjungens* (HACKEL pro var. ex GAYER) WIDDER, Ber. Deutsch. Bot. Ges. 57: (32) (1939).
- Avena pratensis* β . *alpina* (SMITH) FLORI, Nuova Fl. analit. Ital., 1: 110 (1969).
- Avenochloa adsurgens* (SCHUR ex SIMONKAI) HOLUB, Ann. Univ. Sci. Budapest, sect. Biol., 14: 93 (1972).
- Helictotrichon alpinum* subsp. *adsurgens* (SCHUR ex SIMONKAI) bzw. *Avenochloa alpina* subsp. *adsurgens* (SCHUR ex SIMONKAI) SOO, Magyar Fl. & Veget., 5: 385 (1973).

Descriptio

Gramen perenne, 40 usque ad 80 (100) cm altum, robustum. -- Culmi + solitarii, erecti, + glabri, sub panicula hinc inde + asperi; + aëruginosi vel purpürei- vel badii-aëruginosi, basi et innovationibus extravaginalibus et saepissime stolonibus tenuibus subterraneis elongatis + 5-20 (30) cm longis. Foliorum

vaginae + compressae, sectione transversa ellipticae, non ancipites, + asperae vel + glabrescentes, ore ligula peditae, inferiores fuscae, internodiis longiores, tunicam stramineam formantes, superiores culmi attingentes, non inflatae, saepissime purpurei-aeruginosae, internodio supremo multo breviores. Ligula alba, membranacea, conduplicata, apice acuminata, integra vel + laciniata, (4) 4, 5-6 (7) mm longa. Laminae lineariae, planae vel + conduplicatae et demum + tortuosae, apice + cucullatae, apiculatae, + virides vel glaucescentes vel non rarius caerulei-pruinosae, utrinque + asperae vel + glabrescentes, laminae foliorum culmi supremorum, + 1, 5-6, 5 cm longae et + 3-6 mm latae. -- Inflorescentia + anguste cylindrica vel + elongati-elliptica, + 8-15 cm longa indice (longitudo: latitudini) 8-14 vel 5-9, spiculis 8-24 munita, paniculata; axis primarius paniculae asper vel glabrescens, ramis secundariis axi primario + acumbentibus vel suberectis, pedicelli + asperi, apice dilute incrassati, + 0, 5-1, 5 cm longi. -- Folia innovationum vaginis dilute compressis (in herbariis interdum + ancipitibus!), asperis vel glabrescentibus, + pallide fuscis. Ligula circiter 1-3 mm longa et saepissime integra. Laminae lineariae, + planae vel conduplicatae et tum saepissime + tortulosae, apice cucullatae et apiculatae, subtus carinatae, + glaucescentes, vel + caerulei-pruinosae, 10-30 (40) cm longae et 3-6 vel 4-9 mm latae, supra + glabrae vel interdum + asperae, subtus + glabrescentes, marginibus cartilaginei-denticulatis; sectione transversa (5) 7-9 cellulis bulliformibus in 2 sulcis, perpauca (15) 17-21 (25) nervis, nonnullis exceptis trabeculis sclerenchymaticis munitis. -- Spiculae sub anthesi + angusti-oblongae, 12-25 mm longae, virides, interdum + fuscī - vel purpurei - vel violacei-variegatae, (2) 3-4 (6) floribus praeditae. Glumae 2, coriaceae, inaequales, ovati-lanceolatae, apice acuminatae et acutissimae, scariosi-marginatae, trinerviae, nervis (sub) margine scariosa terminatis, spiculis + 1/3 vel 1/2 breviores. Lemma infimum + anguste obovale, apice + apiculatum, ex medio dorsi aristatum, coriaceum, + viride, late scariosi-marginatum, apice + profunde incisum et + denticulatum, nervis 5 praeditum, mediano in aristam geniculatam transeunte, nervi laterali saepissime infra marginem scariosam terminati. Antherae 3, flavescentes vel luteae, 3-5 mm longae. -- Numerus chromosomatum: $n = + 60, 63; 2n = + 100, + 112, + 116, + 120, + 124, 126 (+ 2-4B).$

Karyologisch überprüfte Pflanzen

GERVAIS 1973 b: 101 - Aufgrund seiner Herkunftsangaben lassen sich im Augenblick nur die Pflanzen aus Steiermark eindeutig auf diesen Formenkreis beziehen; GERVAIS hat in ihnen " $2n = c. 120$ " gefunden.

Eigene Zählungen

- Österreich, Burgenland: Zwischen Deutsch-Kaltenbrunn und Rohr, NE-expon. Hänge, 335 m, 26. 5. 1968, leg. W. SAUER: 7994 (HBM: POA-579) $n = \underline{+60}$
- Hoch-Csaterberg, E-expon. Hänge, am Waldrand, 26. 5. 1968, leg. W. SAUER: 8025 (HBM: POA-570) $2n = 126$
- Wiesen, 26. 5. 1968, leg. W. SAUER: (HBM: POA-573) $2n = \underline{+126}$
- Steiermark: Kirchdorf/Mur, am Fuß des Kirchkogels, 1. 5. 1968, leg. W. SAUER (HBM: POA-589) $2n = \underline{+126}$
- Kirchkogel bei Kirchdorf/Mur; 1. 5. 1968, leg. W. SAUER (HBM: POA-603) $2n = 126 + 2B$
- Kraubath, Gulsenberg, 4. 5. 1968, leg. W. SAUER (HBM: POA-588) $2n = 120-122$
- "In der Gulsen", 8. 1966, leg. W. SAUER: (HBM: H-177) $n = 63$
- Hochpichel Feld N Pöls ob Judenburg, Lausberg, um 800 m, 14. 7. 1968, leg. W. SAUER: 8453 (HBM: POA-617) $2n = 126$
- Lausberg bei Pöls nächst Judenburg, 14. 7. 1968, leg. W. SAUER (HBM: POA-628) $2n = \underline{+112}$
- W-Ende des Falkenbergs ("Pöls-hals") gegenüber Enzersdorf, 830 m; 14. 7. 1968, leg. W. SAUER: 8451 (HBM: POA-626) $2n = \underline{+112}$

- Österreich, Steiermark: ENE Strettweg/
Judenburg, Trockenrasen, 14. 7.
1968, leg. W. SAUER: 8450
(HBM: POA-625) $2n = \underline{+ 124}$
- Amphibolit-Felshang ca. 3, 5 km
NE Frauenberg b. Unzmarkt,
730 m, 14. 7. 1968, leg. W. SAUER:
8412 (HBM: POA-618) $2n = \underline{+ 126}$
- Murebene zw. Teufenbach und Fro-
jach, "Lacken", 750 m, 14. 7. 1968,
leg. W. SAUER: 8420 (HBM: POA-
620) $2n = \underline{+ 100}$
- Murtal, Mähwiesen über Kristallin,
an Blöcken am Weg zur Cäcilien-
brücke östl. Stadl, 860 m, 10. 8.
1974, leg. G. & W. SAUER: 17. 568
(HBM: H-311) $2n = 126 + 4B$
- Pferdeweide a. d. Straße zw. Ma.
Hof. u. Neumarkt/Stmk., 870 m,
14. 7. 1968, leg. W. SAUER: 8424
(HBM: POA-622) $2n = \underline{+ 100}, \underline{+ 120}$
- Kärnten: Saualpe bei Lading, ca. 800 m,
1. 7. 1968, leg. H. MELZER
(HBM: POA-606) $2n = \underline{+ 116}, \underline{+ 120}$

Standort und Verbreitung

Für *A. adsurgens* subsp. *adsurgens* sind im allge-
meinen trockene, wärmebegünstigte und daher häufig südexpo-
nierte Standorte in tieferen und mittleren Lagen (zumeist unter
1000 m) charakteristisch (s. Tabelle 1). Gewisse Sippen steigen
allerdings höher, in Rasengesellschaften bis knapp über die Wald-
grenze, welche namentlich in den steirisch-kärtnerischen Zentral-
alpen meist künstlich herabgedrückt worden ist, auf.

Die Pflanzen scheinen bodenvag zu sein (cf. auch EGLER
1954, 1955), da sie über verschiedenartigen Substraten angetroffen
werden: In Siebenbürgen wachsen sie häufig in Weinbaugebieten;
in Burgenland und Steiermark finden sie sich auf Alluvionen, ebenso
wie auch über Kristallin, z. B. im Bereich der inneralpinen Trocken-

täler (BRAUN-BLANQUET 1961). Ein auffallend häufiges Vorkommen über Serpentin (wie auch das "Ausweichen" in subalpine Rasengesellschaften) könnte dafür sprechen, daß diesen Gräsern sonst nur wenige Möglichkeiten gegeben sind, einem Konkurrenzdruck, wie er von geschlossenen Gesellschaften ausgeübt wird, erfolgreich zu begegnen.

Die Verbreitung von *A. adsurgens* s. l. ist im Bereich zwischen Ostalpen und Siebenbürgen erst in groben Umrissen bekannt (Abb. 7, A), wobei die Große Ungarische Tiefebene eine relativ breite Lücke bewirkt; eine Verbindung zwischen den westlichen und östlichen Sippen besteht allerdings über die Tschechoslowakei, vielleicht auch südlich der Pußta über Slowenien und Kroatien (cf. dazu auch HAYEK 1932, JORDANOV 1963, HOLUB 1972). Von dort fehlen uns aber zur Zeit noch hinreichend gesicherte Daten. Dasselbe gilt für das südliche Alpenvorland, aus welchem uns mit einiger Sicherheit erst die turiner Pflanzen bekannt sind (cf. VIERHAPPER 1902). Subsp. *adsurgens* darf aus unserer momentanen Sicht als eine zentraleuropäische-(ost-)alpin bis transsylvanische Sippe bezeichnet werden, die offensichtlich noch in die Hügel- und Bergländer im Nordosten, Osten und Südosten ausstrahlt (cf. KOCZWARA 1926; HAYEK 1932; HOLUB 1972).

Nicht nur hinsichtlich ihrer ökologischen Ansprüche, sondern auch aufgrund ihrer speziellen morphologischen Ausgestaltung bestehen innerhalb der subsp. *adsurgens* gewisse Verschiedenheiten, die vorderhand nur cursorisch dargestellt werden können:

- (1) Die Halm-Blattscheiden junger Pflanzen sind häufig rau; die Blattränder tragen an der Übergangsstelle von der Scheide zur Lamina öfters kurze (+ 0, 3-0, 5 mm lange) Cilien; diese Sippen sind in Siebenbürgen und an der Südseite der Kleinen bzw. Nord-Karpaten beheimatet.
- (2) Die Halmblattscheiden auch junger Pflanzen sind meist glatt oder nur mäßig rau; ihre Blattränder sind an der Übergangsstelle von Scheide und Spreite kaum (abstehend) ciliat, höchstens durch feine Zähnen + rau. Pflanzen der Ostalpen (und des östlichen Alpenvorlandes) und West-Ungarns.

In unserem engeren Untersuchungsgebiet, den Ostalpen, ist subsp. *adsurgens* auch nicht einheitlich. Dieser Umstand hat wohl die älteren Forscher dazu verleitet, diese Sippen entweder

A. pratensis (BORBAS 1878, FRITSCH 1897, 1909, 1922, WAISBECKER 1891, ASCHERSON & GRAEBNER 1899, HEGI 1907, 1936, HAYEK 1932, 1956 u.a.) oder *A. alpina* anzuschließen (FRITSCH 1897, 1909, 1922; KERNER 1902; HEGI 1907, 1936; HAYEK 1932, 1956; VIERHAPPER 1935; JANCHEN & NEUMAYER 1942, 1944 b, JANCHEN 1959, 1963; FIORI 1969; SOO 1973 u. a. m.).

Die unter (2) zusammengefaßten Sippen lassen sich hinsichtlich ihrer morphologischen Besonderheiten und aufgrund ihrer ökologischen Ansprüche ebenfalls nur summarisch aufteilen:

(2.1.) Halmlattligula länger als (4) 4, 5 mm (Abb. 5, b); Rispen stark zusammengezogen, lang-zylindrisch, Seitenachsen der Hauptachse eng anliegend (cf. Abb. 8, a); Innovationsblätter meist schmal - 2 bis 3 (4) mm breit (cf. GAYER 1932!), mit (15) 17-21 (25 Nerven (Abb. 3, a). Blätter und Sprosse häufig blaubereift. Pflanzen ausgesprochen xerothermer Standorte tieferer Lagen. vornehmlich an Südhängen größerer Täler.

(2.2.) Halmlattligula zumeist kürzer als 4, 5 mm (Abb. 5, a); Rispen locker, + lang-oval bzw. - elliptisch mit mäßig spreizenden Sekundärachsen (cf. Abb. 8, c); Innovationsblätter bei einer in etwa gleichen Anzahl von Nerven (15-21 (25) meist breiter, 4-9 mm (Abb. 3, b). Pflanzen mäßig xerischer bis sogar mäßig feuchter Standorte; sie steigen von den Tälern bis in die subalpine Mattenregion auf (s. vorher!).

Wie wir bereits mehrmals und ausdrücklich betont haben, sind die in dieser Studie behandelten Formenkreise noch immer viel zu wenig bekannt; sie bedürfen sowohl hinsichtlich ihrer morphologischen Eigentümlichkeiten, wie auch im Hinblick auf ihre Verbreitung noch eingehender Analysen. Es wäre geradezu vermessen, aufgrund dieser (zwar durch umfangreiche Ermittlungen gewonnenen "Unterschiede") bereits taxonomische Maßnahmen zu treffen! Eine weitere systematisch-taxonomische Aufteilung würde zur Zeit noch an den wenig bekannten "Übergangsformen" zwischen (1)/(2) bzw. (2.1.)/(2.2.) unweigerlich scheitern und unser Bemühen um mehr Klarheit empfindlich beeinträchtigen. Diese, eben gegebene Aufstellung soll lediglich unsere Bemerkungen über die enorme Veränderlichkeit der Sippen dieses Komplexes bekräftigen und illustrieren.

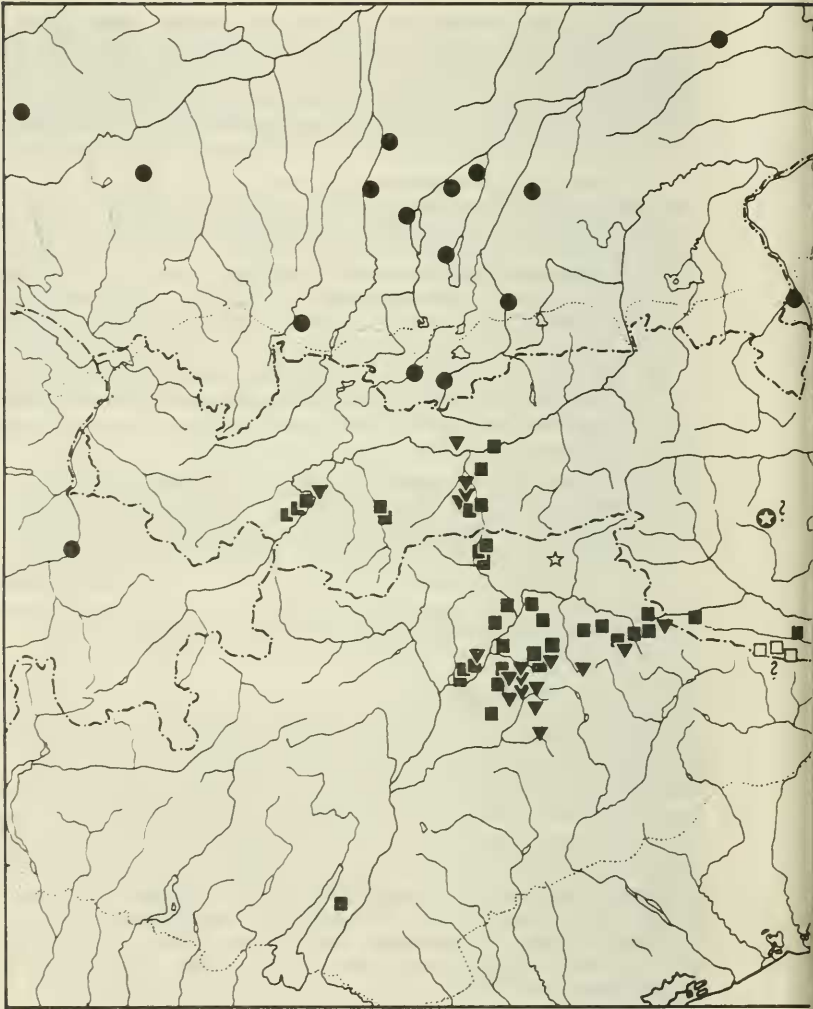
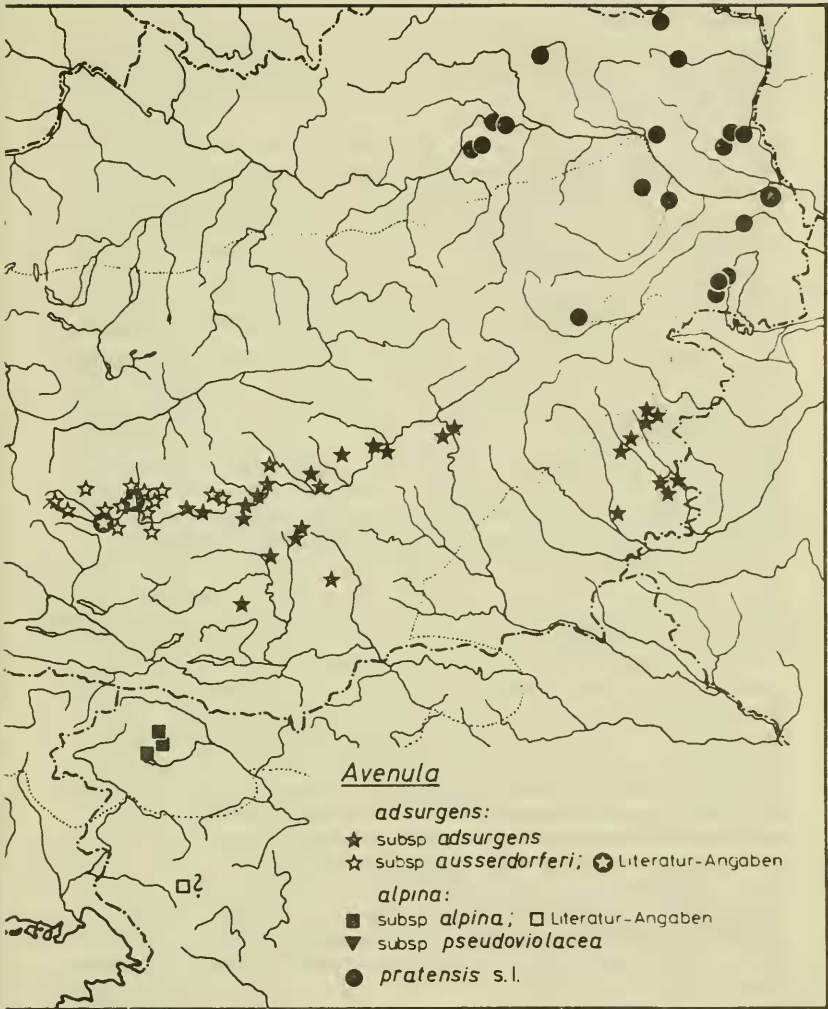


Abb. 9. Vorläufige Verbreitungskarte der studierten Sippen von *Avenul* in den Ostalpen und im Karst, sowie im nördlichen und östlichen



Alpenvorland - weitere Details s. Abschnitt 3. und 6.

Gesehene Belege

Rußland, Ukrainische SSR: -, Belize pr. Borszezów, 1891, BŁOCKI (W); -- Prov. Czernovitzensis, pag. Shepot, 1968, DUBOVİK (W).

Ungarn, Comit. Heves: Erlau, "Kis Eged", 1869, VRABELYI (WU); -- Comit. Esztergom: Babál-hegy, 1941, BOROS (W); Nagyteke-hegy, 350 m, 1938, BOROS (W); -- Comit. Pest: "Härmaskatarhegy", 400 m, 1904, DEGEN (W, WU); - Kis Csikóvár, 1910, DEGEN (W); - Johannisberg bei Ofen, 1873, FREYN (GZU); - prope Budam, -, SIMONKAI (W).

Rumänien, Siebenbürgen, Comit. Unterweißenburg: bei Nagy Emyed, -, CSATO (GZU, M); [1] 878, CSATO (W); 1883, CSATO (WU); - inter Verespatak et Detunara, 1868, JANKA (BP); nächst Miczsina, 1879, CSATO (W); - Hermannstadt, -, - (WU); - Brassoviae, 1878, BORBAS (W); - Schulerau bei Kronstadt, 1918, WALLENDER (W).

Österreich, Burgenland: Bernstein, Kienberg, 1950, 1952, MELZER (GZU, Sa); Kanitzriegel, 1968, MELZER (W), SAUER (Sa); Redlschlag, 1968, STEINHAUSER (Sa); Bienenhütte, 1968, SAUER (Sa); - Kleine Plischa bei Schlaining, 1963, MELZER (GZU); - Große Plischa bei Ober Podgoria, 1968, SAUER (Sa); - bei Tatzmannsdorf, 1931, VETTER (W); - bei Oberschützen, 1932, VETTER (W); - bei Unterschützen, 1952, MELZER (Sa); - zwischen Oberwarth und Buchschachen, 1968, MELZER & SAUER (Sa); - zwischen Kotezicken und Bodersdorf, 1968, SAUER (Sa); - Eisenberg SE Bodersdorf, 1968, SAUER (Sa); - Hoch Csaterberg, 1968, SAUER (Sa), - zwischen Deutsch-Kaltenbrunn und Rohr, 1968, SAUER (Sa). -- Steiermark: Gabraungraben bei Pernegg, 1969, SAUER (Sa); - Gebiet von Kirchdorf: 1950, MELZER (Sa); 1968, MERXMÜLLER (M); 1968, 1969, SAUER (Sa); - Haidenberg, 1950, MELZER (Sa); Kirchkogel, 1950, 1951, 1952, MELZER (GZU, Sa); 1884, PREISSMANN (GZU); 1968, SAUER (Sa); - Gebiet von Kraubath: Gulsenberg, 1950, MELZER (GZU, Sa); "In der Gulsen", 1950, MELZER (Sa); 1969, POELT (Poe)⁵⁾; 1957, 1966, 1969, SAUER (Sa); - Augraben, 1950, MELZER (GZU, Sa); - Sekkau, 1905, VIERHAPPER (WU); - ober Oberzeiting, 1968, MELZER (W); - Gebiet von Pöls ob Judenburg; -, MELZER (Sa); "Lausberg", 1969, SAUER (Sa); Hochpichel Feld, 1968, SAUER (Sa); Thalheim,

⁵⁾ Poe = Herbarium Prof. Dr. J. POELT, Graz.

19. ., MELZER (Sa); "Pölsals", 1968, SAUER (Sa); Falkenberg, 1963, MELZER (GZU), 1968, SAUER (Sa); - Strettweg bei Judenburg, 1934, GENTA (WU); -, MELZER (Sa); 1969, SAUER (Sa); -, NE Frauenburg b. Unzmarkt, 1968, SAUER (Sa); - SE-Abhänge des Puxerberges, 1968, SAUER (Sa); - zwischen Teufenbach und Frojach, 1968, SAUER (Sa); - St. Georgen ob Murau, 1932, FEY (WU); - Cäcilienbrücke östl. Stadl/Mur, 1974, SAUER (Sa); - zwischen Ma. Hof und Neumarkt, 1968, SAUER (Sa); - Seetaler Alpen, oberhalb Jacobsberghütte, 1968, SAUER (Sa); - westlich Ruine Althaus, 1969, SAUER (Sa). -- Kärnten: Kuhriegel bei Friesach, 1969, SAUER (Sa); - unterhalb der oberen Kraiger Schlösser, 1969, SAUER (Sa); - Saualpe bei Lading, 1968, MELZER (Sa); 1972, SAUER (Sa).

Italien, Piemont: Soperga, 1911, FERRARI (W); FERRARI & CRESETTI (W); FERRARI & GOLLA (M, W).

Jugoslawien, Bosnien: Vitorog veliki, 1907, STADELMANN, FALTIS & WIBIRAL (W); - Igrisnik bei Srebrenica, 1890, WETTSTEIN (WU); -- Mazedonien: Veles, 1891, - (W).

3.2.2. Avenula adsurgens (SCHUR ex SIMONKAI) SAUER & CHMELITSCHKE subsp. ausserdorferi (ASCHERSON & GRAEBNER) SAUER & CHMELITSCHKE, comb. nova (Abb. 10)

Basionym: *Avena ausserdorferi* ASCHERSON & GRAEBNER, Syn. mittel-europ. Fl., 2/1: 261 (1899).

Lectotypus: Der wohl ursprünglich in Berlin-Dahlem (B) aufbewahrte Holotypus ist nicht mehr vorhanden (SCHOLZ 1976 in litt.).

Im Hinblick auf den Etikettentext und andere Details (s. später) ist es nicht unwahrscheinlich, daß die in Wien (W und WU) aufbewahrten Exsikkaten möglicherweise sogar Isotypen darstellen (cf. ASCHERSON & GRAEBNER 1899); von ihnen wurde der Lectotypus genommen:

Tirol.: in pratis vallis Mühlwald Pusteriae, 4000', solo schistaceo, 13.6.1870, leg. AUSSERDORFER (WU - KERNER).

Synonyme

Avena alpina C. *ausserdorferi* (ASCHERSON & GRAEBNER) ASCHERSON & GRAEBNER, Syn. mittel-europ. Fl., 2/1: 261 (1899).

Avena alpina c) *ausserdorferi* (ASCHERSON & GRAEBNER) KOCH, Syn. deutsch. & schweizer Fl., 3: 2738 (1907).

Avenastrum ausserdorferi (ASCHERSON & GRAEBNER) FRITSCH, Exk. fl. Österr., 688 (1922).

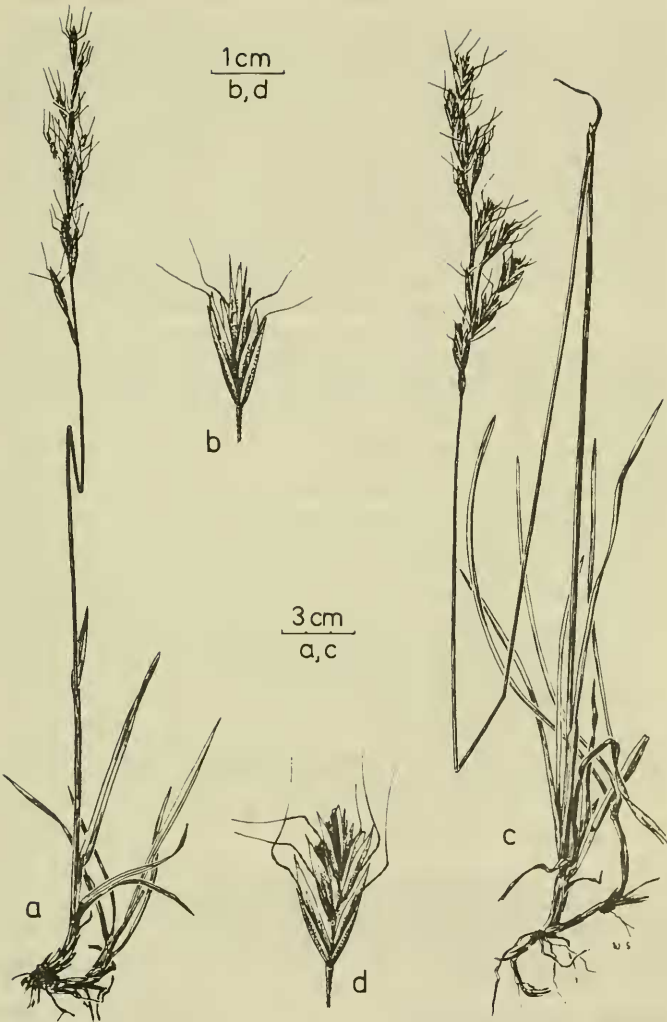
Avena alpina subsp. *ausserdorferi* (ASCHERSON & GRAEBNER) HEGI, Ill. Fl. Mittel-Europa, 1: 260 (1907).

Die Abgrenzung und Zuordnung von subsp. *ausserdorferi* hat ASCHERSON & GRAEBNER 1899, DALLA TORRE & SARNTHEIM 1906, ferner VIERHAPPER 1898, 1899, 1901 a, 1901 b, wie auch anderen Forschern große Schwierigkeiten bereitet (cf. Abschnitt 2.). - Häufig extravaginale Erneuerungssprosse, breitere Blätter (+ 3 mm), größere Blatthäutchen (3-4 mm) etc., insbesondere aber die Existenz + kurzer Ausläufer weisen subsp. *ausserdorferi* klar als Sippe des *A. adsurgens*-Komplexes aus (s. Merkmals-Polygon, Abb. 13). Die von ASCHERSON & GRAEBNER 1899 und anderen herausgestellten (fast) "grünen" Ährchen (z. B. FRITSCH 1922) treffen wohl nur auf jüngere Exemplare zu; ältere Pflanzen, selbst jene von AUSSERDORFER gesammelten, zeigen ebenso wie die lungauer Pflanzen + auffällige Anlauffärbung.

Der häufig im Querschnitt schwach elliptische bis + runde Sproß bzw. die oft nur unbedeutend zusammengedrückten basalen Blattscheiden hat subsp. *ausserdorferi* allerdings mit Pflanzen des *alpina* - bzw. des *pratensis* - Formenkreises gemeinsam. Möglicherweise unterliegt dieses Merkmal des *A. adsurgens*-Komplexes einer stärkeren clinalen Abänderung.

Diese gewissermaßen "intermediäre" Stellung zwischen *A. adsurgens* s.l. und *A. alpina* s.l. hat wohl immer wieder einer einigermaßen verlässlichen Zuordnung von subsp. *ausserdorferi* vereitelt.

Abb. 10. *A. adsurgens* (SCHUR ex SIMONK.) S. & CH. subsp. *ausserdorferi* (ASCHERS. & GRAEB.) S. & CH.: a = Habitus des Lectotypus (junge Pflanze, noch vor der Blüte); b = Ährchen; - c = blühende Pflanze aus dem Lungau (Speiereck), Habitus; d = Ährchen.



Descriptio

Praeter descriptionem speciei haec subspecies insuper est designata culmis (25) 40-50 (60) cm altis, laxe caespitosis vel solitariis; stolonibus subterraneis brevioribus, + 5- maxime parte 10 cm longis. -- Ligulis foliorum culmorum + (3) 4 mm longis. -- Laminis foliorum innovationum + 15-30 cm longis et 2-3 mm latis, nervis (13) 15-17 (21) praeditis. -- Inflorescentia + 9-17 cm longa, indice (longitudo: latitudini) 5-11, spiculis 8-17 munitis. -- Spiculis 1,5-2,0 cm longis, + viridibus vel saepius + violacei-variegatis, floribus (4) 5 (6) munitis. -- Lemmatibus immis + apiculatis, nervibus lateralibus saepissime partem glumellae scariosam + distincte vel + indistincte paene percurrentibus. -- Antheris saepissime distincte purpureis, interdum etiam + ochraceis. -- Numerus chromosomatum: $2n = + 120-126$. -- Nec non a reo geographica partem minorem occidentalem, inprimis in Alpibus centralibus Salisburgensibus et Tiroliae australis et Stiriae superioris sitam occupante.

Karyologisch überprüfte Pflanzen

- Österreich, Salzburg, Lungau, lichte
Lärchenwälder oberhalb des
Dürrenecksees, 1710 m, 13.8.1974,
leg. G. & W. SAUER: 17.615
(HBM: H-312, H-313) $2n = + 122$
- lichte, S-expon. Lärchenbestände bei
der Mörtenhütte (etwa 3 km ESE des
Prebersees), 1700 m, 13.8.1974,
leg. G. & W. SAUER: 17.643
(HBM: H-315) $2n = + 126$
- Kleines Plateau E der Überlingshütte,
+ 1660 m, alpine Weiden über
Kristallin, 13.8.1974, leg. G. & W.
SAUER: 17.646 (HBM: H-316) $2n = + 120$
- WSW-ENE verlaufende Schneisen im
Lärchen-Fichtenwald der SW-Hänge
des Achnerkogels, 1495 m, 14.8.1974,
leg. G. & W. SAUER: 17.654
(HBM: H-318) $2n = + 126$

Standort und Verbreitung

Subsp. *ausserdorferi* ist wohl ausschließlich in höheren

Lagen, zumeist in der zentralalpinen Lärchenstufe bzw. in entsprechenden Fichten-Lärchen-Ersatz- und in benachbarten Rasen-Gesellschaften anzutreffen, auf "Triften, Borstenwiesen, Zwergstrauchheiden, trockenen Laubgebüsch, seltener Fels" (VIERHAPPER 1935). Dort bevorzugt sie offenbar warme (+ südgekehrte) Hänge über Kristallin, die sich aber häufig in Nachbarschaft von moorig-sumpfigen Flächen oder in der Nähe von Bächen mit Hochstaudenvegetation bzw. mit Erlensäumen ("Laubgebüsch", VIERHAPPER 1935!) befinden; dies schließt selbstverständlich nicht aus, daß subsp. *ausserdorferi* nicht auch stellenweise über Geröll vorkommen kann (ASCHERSON & GRAEBNER 1899). Ihre Fundstellen liegen in etwa zwischen 1000 und 2000 m (vgl. VIERHAPPER 1935, LEEDER & REITER 1959).

Diese Unterart konnte bisher erst aus dem Lungau, einem kleinen Teil der unmittelbar angrenzenden Obersteiermark und aus Südtirol nachgewiesen werden (s. Karte - Abb. 9); möglicherweise kommt sie auch an ähnlichen Standorten im benachbarten Oberkärnten vor. Es ist nicht ausgeschlossen, daß sie in den Radstädter Tauern sogar noch weiter nach Westen reicht. VIERHAPPER 1901 a dürfte die Pflanze ferner bei Judendorf und am Katschberg gesehen haben; er umschreibt ihr Vorkommen später sogar mit "ziemlich verbreitet" (VIERHAPPER 1935). Vielleicht beziehen sich gewisse noch ungeklärte Fundangaben zwischen dem Lungau und Südtirol (Bereich der Hohen Tauern! - PACHER 1881) ebenfalls auf subsp. *ausserdorferi*; es ist durchaus denkbar, daß dazu außerdem bestimmte Sippen aus der Umgebung von Heiligenblut zu stellen sind (cf. Abschnitt 3. 1.), sie wurden in Abb. 9 provisorisch (Fragezeichen!) unserer Pflanze angeschlossen.

Aus diesem Grunde wurden in die Karte (Abb. 9) auch jene Literatur-Angaben aufgenommen (VIERHAPPER 1935), für welche eine hohe Wahrscheinlichkeit besteht, daß sie in nächster Zeit belegt werden können.

Gesehene Belege

Österreich, Salzburg, Lungau, Schladminger Tauern: Weißbriach, ca. 1900 m, -, VIERHAPPER (WU); - Prebersee, 1899, VIERHAPPER (WU); - Waldschober bei Seetal, 1905, VIERHAPPER (WU); - Woltinger Wald oberhalb des Dürrenecksees, 1961, METLESICS (W); 1974, SAUER (Sa); - bei der Mörtenhütte, + 1700 m, SAUER (Sa); - Überlinghütte, + 1660 m, 1974, SAUER (Sa); -- Radstädter Tauern: Tweng, [18] 87, FRITSCH (GZU); - Murwinkel-Triften

der Sonnenseite, 1903, VIERHAPPER (WU); in Muhr, + 1150 m, 1974, SAUER (Sa); -- Speiereck supra St. Michael, 1400 m, [1] 880, HACKEL (W), - bei Moosham, -, VIERHAPPER (WU); -- Literatur: Judendorf; Katschberg (VIERHAPPER 1901 a); -- Tamsweg-Seckauer Höhenzug: Achnerkogel bei Tamsweg, 1200 m, 1895, 1897, VIERHAPPER (GZU, W); 1495 m, 1974, SAUER (Sa); -- Aineck, -, VIERHAPPER (W). -- Gurktaler Alpen: Ramingstein-Gstoß, 1922, VIERHAPPER (WU); zwischen Mislitzgraben u. Gstöböhöhe südl. Ramingstein, + 1300 m, 1974, SAUER (Sa). -- Steiermark, Tamsweg-Seckauer Höhenzug: zwischen Rahmhube und Stolzalpe, 1100 m, 1933, RONNIGER (W); Aufstieg zur Stolzalpe, 1150 m, 1933, RONNIGER (W); - Murau, unterhalb des Sanatoriums, 1200 m, 1933, RONNIGER (W); -- Literatur: Hohe Tauern, bei Heiligenblut (PACHER 1881).

Italien, Südtirol, Zillertaler Alpen: In pratis vallis Mühlwald Pusteriae, 4000', 1870, AUSSERDORFER (WU), Lectotypus!

3.3. Avenula pratensis (L.) DUMORTIER, Bull. Soc. Bot. Belg., 7: 68 (1868) - (Tafel 2)

Basionym: *Avena pratensis*, LINNE, Spec. Plant., 80 (1753).

(Holo)typus: Die exakte Typifizierung der vier Belege von *A. pratensis* LINN. steht noch immer aus (vgl. HOLUB 1961: 214). GERVAIS 1973 b versuchte aus diesem Dilemma herauszukommen, indem er einen (5.) "Neotypus" aufstellte. Solange aber potentiell Typusmaterial vorliegt, welches jedoch nicht hinreichend analysiert worden ist, ist diese Vorgangsweise unstatthaft (s. Code 1972, Art. 7 und p. 217, litt. 5; KERGUELEN 1976).

Synonyme

Trisetum pratense (L.) DUMORTIER, Agrost. Belg. Tent., 122 (1823); DUMORTIER, Obs. Gramin. Fl. Belg., 122 (1824).

Avenastrum pratense (L.) OPIZ, Seznam rost. Květ. české, 20 (1852) [ex HOLUB 1961]. - JESSEN, Deutschl. Gräser, 53, fig. 331 (1863)⁶⁾.

Avena pratensis α *typica* FIORI & PAOLETTI, Fl. analit. Ital., 73 (1896).

6) Vgl. Fußn. 2.

Arrhenatherum pratensis (L.) SAMPAIO, Anais Fac. Sci. Porto, 17: 45 (1931, 1954).

Avena pratensis subsp. *pratensis* α var. *eu-pratensis* SAINT-YVES, Candollea, 4: 437 (1931).

Helictotrichon pratense (L.) PILGER, Fedde, Rep. Spec. nov. Regni veget., 45: 6 (1938), p. pte.

Avenochloa pratensis (L.) HOLUB, Acta Mus. Nation. Prag, 17, B(5): 24 (1961); HOLUB, Acta Horti Bot. Prag, 1962: 84 (1962).

Der Formenkreis von *A. pratensis* ist nach wie vor äußerst kritisch. Einer einigermaßen brauchbaren Umschreibung stehen zu viele, oft nicht unerheblich divergierende Ansichten im Schrifttum entgegen (cf. z.B. SAINT-YVES 1931, HOLUB 1958, 1961, 1962). Dies hängt wohl damit zusammen, daß *A. pratensis* über ihr Gebiet hinweg keinesfalls einheitlich ist. Eine großzügige Analyse der morphologischen Variabilität dieser Sippen und ihrer Verbreitung steht noch immer aus! Daher ist es weiter nicht verwunderlich, daß *A. pratensis* z.B. im Ostalpen-Gebiet häufig mit *A. adsurgens* (Abschnitt 3.2.) und *A. alpina* (Abschnitt 3.4.), außerhalb der Alpen u.a. sogar mit *A. planiculmis* (Abschnitt 3.1.) vermengt worden ist.

Es ist nicht unsere Absicht, auch *A. pratensis* neben den übrigen kritischen Gruppen näher zu behandeln. *A. pratensis* s.l. erlangt für uns allerdings einige Bedeutung im Zusammenhang mit der Taxonomie des folgenden Komplexes von *A. alpina*.

Die meisten britischen Autoren lassen für ihr Gebiet aus diesem Verwandtschaftskreis im allgemeinen nur *A. pratensis* als Art gelten, welcher sie auch die morphologisch differente schottische *A. alpina* (SMITH) zurechnen, weil "diese Form ... mit den südlichen Typen durch eine Serie von Übergängen verbunden zu sein" scheint (HUBBARD 1973).

Die Benennung dieser Sippen, wie auch die Beurteilung von *A. alpina* und die Interpretation aller nah und nächst verwandten "Arten" hängt aufs engste mit einer eindeutigen Typifizierung zusammen. Da diese noch nicht erfolgt ist, müssen wir wenigstens vorläufig mit jenen Sippen ins reine kommen, die uns unmittelbar interessieren; d.h. wir müssen sie in einer untereinander vergleichbaren Weise darstellen.

Die meisten Pflanzen aus dem nördlichen Alpenvorland dürften hinsichtlich der Ausgestaltung ihrer Blütenstände gut mit einem (der vier) im LINNE-Herbar unter diesem Namen aufbewahrten Exsikkaten (SAVAGE 1945: 95-17) übereinstimmen. Ihnen entsprechen durchaus bestimmte skandinavische Sippen. Immerhin existieren dort, wie auch in Schottland noch andere Pflanzen, die in mehreren Merkmalen (Ligula, Blattbreite, Blütenstand) von den erstgenannten abweichen.

Wenn wir unseren weiteren Erörterungen die hier wiedergegebene, auf LINNE 1753 und sein Herbar (LINN-Microfiches) bezogene Auffassung zugrunde legen, verstärkt sich der Eindruck, daß *A. pratensis* der britischen Inseln eher als "Großart" oder Formenkreis aufzufassen ist (s. HUBBARD 1973), welchem bisher wohl nur aus "praktischen" Gründen *A. alpina* eingeschlossen worden ist.

Descriptio

Gramen perenne, 30-50 (70) cm altum, + validum. -- Culmi erecti, saepissime + dense caespitosi, internodio supremo longissimo, virides vel + glaucescentes, rarius caerulescenti-pruinosi, saltem sub fructificatione purpurei-suffusi, glabri, sub panicula + asperi vel glabrescentes, basi strictissima vel + arcuata, innovationibus intravaginalibus (interdum extravaginalibus, sed stolones subterraneos elongatos non formantes). -- Foliorum vaginae teretes, + asperae vel glabrescentes, ore ligula praeditae; inferiores pallide stramineae, internodiis longiores, tunicam stramineam glabram formantes; summae culmi + strictae vel + laxae accumbentes, + asperae vel glabrescentes, virides, vel glaucescentes vel + purpurei-suffusae. Ligula alba, membranacea, acuta vel apice rotundata, integra vel rarius + laciniata, 2-3 (4) mm longa. Laminae + lineariae, + planae aut + conduplicatae, apice contractae et apiculatae, virides vel glaucescentes, interdum + caerulei-pruinosae vel/et purpurei-suffusae; laminae foliorum summorum + 1-3 cm longae et 1,5-2 (3) mm latae. -- Inflorescentia saepissime angustata, elongati-cylindrica, (5) 8-11 (18) cm longa, indice (longitudo: latitudini) 8-14, paucispiculata, spiculis 4-23 (26) praedita; axis primarius strictissimus, asper vel glabrescens, ramis secundariis paucissimis, saepissime axi primario dense appressis aut + subrectis; pedicelli asperi, apice + in-crassati, usque ad 10 mm longi. -- Folia innovationum vaginis + sub-teretibus, + glabris, basalibus + pallide stramineis vel + cinereis. Ligula membranacea, integra, rarius laciniata,

1-2 (3) mm longa. Laminae lanceolatae, + planae, non rarius conduplicatae, tum saepissime tortulosae, apice + contractae et apiculatae, virides vel glaucescentes, hinc inde caerulei-pruinosa, + 6-30 cm longae, et + 1,5-2 (3) mm latae, utrinque asperae vel glabrescentes, marginibus cartillaginei-denticulatis; sectione transversa supra unquam cellulae bulliformes 5-8 in sulcis 2 et nervis 11-13, nonnullis exceptis trabeculis sclerenchymaticis munitis. -- Spiculae sub anthesi anguste oblongae, 10-20 cm longae, virides, interdum purpurei-suffusae, floribus 2-5 praeditae. Glumae 2, + inaequales, coriaceae, + late scariosi-marginatae, trinerviae, spiculis $1/3$ vel $1/2$ breviores. Lemma infimum, obovatum, + acuminatum, + ex medio dorsi aristatum, coriaceum, parte inferiore viride vel + purpurei-suffusum, parte superiore late scariosi-marginatum, apice acuminatum, + profunde insicium et distincte 4-dentatum, nervis 5 praeditum, mediano in aristam geniculatum transeunte, nervi laterales distincte dentes marginis scariosae innervantes. Antherae 3, ca. 3-5 mm longae. -- Numerus chromosomatum: $n = + 61-63$; $2n = 98, 112, 120 \dots 126 (+B)$

Karyologisch überprüfte Pflanzen

Neuere Untersuchungen haben für *A. pratensis* zumeist ähnlich hohe Zahlen erbracht, wie sie für die beiden vorausgegangenen Großarten: $2n = + 126$ (cf. HEDBERG 1961, GERVAIS 1966, 1968 b, 1973 b). Eine eigene orientierende Zählung von bayerischem Material führte zu dem selben Resultat.

LITARDIERE 1950 hat für diese Art eine diploide Zahl ($2n = 14$) und MAUDE 1939, 1940 weiters eine hexaploide Zahl ($2n = 42$) gefunden. Das Material von LITARDIERE stammte aus den Westalpen (Dpt. Isère), MAUDE hat Pflanzen aus England (jedoch ohne nähere Herkunftsangabe) untersucht.

Ihre niedrigen Zahlen stehen in Kontrast zu den späteren Ergebnissen. Nachuntersuchungen ähnlicher Pflanzen sind wohl nicht möglich, weil ihre Ausführungen mangels morphologischer Daten keine weiteren Aussagen über die tatsächliche Artzugehörigkeit ihres Material gestatten (cf. FOURNIER 1961). Es drängt sich daher die Vermutung auf, daß diese Zahlen - $2x$, $(4x)$ und $6x$ - auf Verwechslungen mit anderen Arten beruhen (cf. HEDBERG 1961, GERVAIS 1973 b); es ist nicht ungewöhnlich, daß selbst in Herbarien z.B. *A. pubescens* und *A. pratensis* öfter miteinander verwechselt werden. Ein Teil der Angaben von HEDBERG 1961 - insbesondere jene von schottischen Pflanzen -

dürfte sich auf *A. alpina* beziehen (s. Abschnitt 3.4.).

GERVAIS 1968 b hat neben $2n = 126$ (18 x) auch noch andere Zahlen gefunden: $2n = 112$ (16 x) und $2n = 98$ (14 x), sowie noch höhere polyploide bzw. aneuploide Zahlen mit $2n = 137 - 138$ bzw. $2n = 124, 125$; nicht selten hat er überdies 1 oder mehrere B-Chromosomen angetroffen.

Eigene Zählungen:

Deutschland, Bayern-Schwaben: Lech-
terrassen-Einhang, ca. 1,5 km
S Friedberg, 500 m, 4.5.1972,
leg. G. & W. SAUER: 15.015
(HBM: P-235 b)

$2n = + 126$

Standort und Verbreitung (Abb. 7 und 9)

Als Standort bevorzugt *A. pratensis* trockene, sandige oder sonst durchlässige Böden in tieferen Lagen, Mager- und Trockenwiesen bis etwa in die (untere) montane Stufe; diese Pflanzen wachsen häufig auf ausgesprochen basischen Böden, ohne jedoch kalkarme Substrate völlig zu meiden.

Nach MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965 erstreckt sich das Areal von *A. pratensis* s.l. fast über ganz Europa (cf. Abb. 7, C); davon ausgenommen sind nur die arktischen und die ausgesprochen mediterran-sommerdürren Gebiete Südeuropas. Im Osten soll sie in der Ukraine noch bis an den Dnjepr reichen. Isolierte Vorkommen sollen weiters in Kaukasien liegen. Nicht unbedingt gleiche, aber in den Grundzügen doch ähnliche Verbreitungsbilder sind von den europäischen Sippen des *Thelypteris oreopteris*-Komplexes, vom kalkmeidenden (!) *Holcus mollis*, ferner von *Carex elata* und ebenfalls von den europäischen Vertretern von *Gagea lutea* bekannt geworden (s. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965).

Eine solche Verbreitung ergibt sich, wenn alle näher mit *A. pratensis* verwandten Sippen zusammengenommen werden (MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965). Nach den Feststellungen von HOLUB 1961 und nach eigenen Untersuchungen müssen aber zumindest die Ostalpen und wohl auch der Nordwesten der Balkanhalbinsel ausgenommen werden; diese Gebiete dürften die Domäne von *A. adsurgens* bzw. von *A. alpina* sein. *A. adsurgens* und *A. pratensis* fehlen auf alle Fälle der Puŕta,

A. pratensis nach HOLUB 1972 sogar ganz Ungarn!

Kleinere, + zerstreute Vorkommen in den Nordalpen liegen ausschließlich in größeren Flußtäälern (z. B. Isar, Loisach, Rhein), also in Gebieten, die überdies als pleistozäne (Lokal-Refugien) hinlänglich ausgewiesen sind (s. MERXMÜLLER 1952).

Die Vorkommen im Kaukasus beziehen sich wohl nicht mehr auf die eigentliche A. pratensis (cf. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965, ROSCHEWITZ 1934, GROSSHEIM 1928; 1939, Karte 193). Das für A. pratensis verbleibende Areal (Abb. 7, C) umfaßt noch immer ökologisch, wie auch pflanzengeographisch recht unterschiedliche Gebiete: Streng ozeanische bis ausgesprochen kontinentale Bereiche, von der atlantischen/subatlantischen bis zur sarmatischen bzw. von der boreoatlantischen/skandinavischen bis zur westlichen und zentralen submediterranen Florenregion bzw. -Provinz. Unsere bereits früher geäußerte Ansicht, daß A. pratensis - bezogen auf dieses Areal - noch mehr Sippen umfaßt, dürfte gerade hinsichtlich dieser Gesichtspunkte nicht mehr sonderlich überspitzt erscheinen!

Von den gesehenen Belegen (von welchen bei weitem nicht alle in die folgende Liste aufgenommen worden sind), wurde nur eine Auswahl in unsere Karten (Abb. 7 und 9) eingetragen; wir haben uns dabei lediglich darauf beschränkt, die Arealgrenze von A. pratensis s.l. gegenüber A. adsurgens s.l. und A. alpina s.l. anzudeuten.

Gesehene Belege

Norwegen, Gudbrandsdal bei Listad, 1892, BAENITZ (GZU).

Luxemburg: Südlicher Schaidkopf bei Mertert, 1928, FREIBERG (M).

Deutschland, Uckermark: Lychen, -, HEILAND (GZU); --

Sachsen: Harz bei Andreasberg, 1874, EVERS (GZU); - Windehäuser

Holz über Steigertal, 1878, EVERS (GZU); -- Nordrhein-West-

falen: Eschweiler b. Münstereifel, 1924, HÖPFNER (M); -- Rhein-

hessen: Großer Sand bei Mainz, 1928, FREIBERG (M); - zwischen

Mombach und Büdenheim bei Mainz, 1899, DÜRER (GZU); - Wetter-

au, -, - (IB); -- Bayern: Benedictenhöhe bei Würzburg, [18] 73,

PRANTL (M); - Schwanberg bei Kitzingen, 1880, EVERS (GZU); -

Regensburg, beim Hölzelhof, -, FÜRNECK (M); - Hirschgarten

bei Eistätt, [18] 67, ARNOLD (M); - Ruine Niederhaus/Kreis

Nördlingen, 1963, LIPPERT (M); - Neuburg a. d. Donau, am Galgen-

berg, 1904, GUGLER (M); - Pfaffenhofen/Ilm, 30.6.1974, BUTTLER (Sa); - Rosenau zw. Gottfrieding und Schwaigen, 1955, FREIBERG (M); - Friedberg b. Augsburg, 1972, SAUER (Sa); - Dachauer Moos, 1974, BUTTLER (Sa); - München zwischen Trudering und Haar, 1906, VOLLMANN (M); - Gilching, 1972, OBERWINKLER (Sa); - Lechfeld zwischen Kaufering und Schwabstadel, 1906, VOLLMANN (M); - Entraching - Utting/Ammersee, 1974, SAUER (Sa); - Tölz, [19]09, SCHMIDT (M); - Partenkirchen, 1903, RENNER (M); - Mittenwald gegen Krün, 1942, PAUL (M); - Nesselwang, 1971, SAUER (Sa); -- Baden-Württemberg: Tal der Großen Lauter bei Bichishausen, 1966, SAUER (Sa); - Biberach, -, SEYERLEN (GZU).

Tschechoslowakei, Böhmen: Kaaden, Burberg, 1910, STELZHAMER (M); -- Mähren: Brünn, Obravatal b. Schollschitz, 1938, LAUS (M); - Rokytná-Tal inter Budkovice et Rokytná prope opp. Moravský Krumlov, 1962, DVOŘAK (M); - Trebic, ad opp. Mohelno, 1925, PODPĚRA (IB, M); -- Slowakei: Ung. Skalitz, Windberg, 1935, WEBER (M, WU); - Spišska Nová Ves, Primovec, 1931, SUZA (IB, M).

Österreich, Niederösterreich: Gaisberg bei Neu-Ruppersdorf nächst Laa/Thaya, 1913, KORB (W); - bei Eggenburg, 1907, RONNIGER (W); - Bez. Mistelbach, Hausbrunn, 1908, TEYBER (WU); - Dürnstein, [18]93, FRITSCH (GZU); - Hohe Wand bei Mautern, [18]91, KERNER (GZU); - Gurhofgraben bei Aggsbach, 1912, KORB (W); - Bisamberg bei Wien, [18]79, MÜLLNER (GZU); - Gänserndorf, 1926, RONNIGER (W); - Weickendorfer Remise im Marchfeld, 1911, VETTER (W); - unweit Obersiebenbrunn, 1897, FRITSCH (GZU); - bei Laasee, 1952, MELZER (Sa); - Wien, -, ORTMANN (GZU); - Türkenschanze, [1]847, ETTINGSHAUSEN (GZU); Laaerberg, [1]855, JURATZKA (GZU); - Perchtoldsdorf, 1913, VETTER (WU); - Braunsberg bei Hainburg, 1907, VIERHAPPER (WU); - bei Hainburg, 1898, FRITSCH (GZU); --, KOVATS (GZU); 1938, SCHMID (LI); - Hundsheimer Berg, Spitzerberger Seite, 1966, MELZER (Sa); - Bruck a. d. Laitha, 1897, FRITSCH (GZU); - oberhalb Grünbach, 1967, EHRENDORFER (Sa); - Höbesbrunn, [1]860, MATZ (GZU); -- Burgenland: Weiden, 1951, MELZER (Sa); - südöstl. St. Margarethen, 1952, 1968, MELZER (W, Sa); - nördl. Oggau, 1952, MELZER (Sa); - westl. Rust, 1952, MELZER (Sa); - Lackendorf, 1968, MELZER (W); SAUER (Sa); -- Salzburg: Rositten-Au bei Glanegg, [18]90, FRITSCH (GZU).

Schweiz; Kanton Graubünden: Chur, St. Hilarien, 1925, BRAUN-BLANQUET (GZU).

3.4. Avenula alpina (SMITH) SAUER & CHMELITSCHKE,
comb. nova. (Basionym siehe Seite 571)

A. alpina gilt seit jeher als eine überaus kritische Art, deren Name von den in den Alpenländern und in Siebenbürgen wirkenden Botanikern auf Sippen übertragen worden ist, die hinsichtlich ihrer Blattbreite zwischen *A. pratensis* und *A. planiculmis* vermitteln sollen (cf. HAYEK 1956, HOLUB 1958 bis 1962, GERVAIS 1973 b). Zu der lange währenden Unsicherheit einer Interpretation dieser Pflanzen hat wohl auch der Umstand beigetragen, daß diese Sippen bald nach ihrer Erstbeschreibung wieder mit *A. pratensis* vereinigt worden sind (cf. BABINGTON 1867; DRUCE 1932; CLAPHAM, TUTIN & WARBURG 1962; PERRING & WALTERS 1962; CADBURY, HAWKES & READETT 1971; HUBBARD 1973).

Dies führte dazu, daß in der Folgezeit aus Unkenntnis der Sachlage zahlreiche Sippen verschiedenster Arten mit diesem Namen belegt worden sind. Unseres Wissens ist in neuerer Zeit erst wieder von GAYER 1932 ein ernsthafter Vergleich von (authentischem) schottischem Material (1 Beleg!) mit Pflanzen aus den Zentralalpen und aus Osteuropa durchgeführt worden, der auch prompt die jahrzehntelangen Verwechslungen aufgedeckt hat (s. Abschnitt 3.2.).

Aus nicht leicht einzusehenden Gründen hat insbesondere in Siebenbürgen ein anderer Name Verwirrung gestiftet: *A. praeusta*, den REICHENBACH 1830 auf Pflanzen vom Nanos ("Nanas"!) in Slowenien begründet hat. Die betreffenden Forscher haben offensichtlich jene Literaturstelle übersehen (oder falsch ausgelegt), in welcher wenig später REICHENBACH 1834 seine *A. praeusta* eindeutig mit den schottischen Pflanzen für wesensgleich erklärt und daher sein Binom aus Prioritätsgründen (!) für ein Synonym von *A. alpina* deklariert hat.

In neuester Zeit hat GERVAIS 1973 b dieses Epitheton wieder aufgegriffen und ganz allgemein auf jene Sippen übertragen, die im wesentlichen schon GAYER 1932 als Introgressions-Komplex gedeutet hat - "*Avenochloa* x *praeusta* (RCHB.) GERVAIS" (s. dazu auch Abschnitt 6.).

Die entscheidenden Ursachen für die verhängnisvollen Mißverständnisse sind vielfältig; sie lassen sich am besten anhand eines Rückblickes erhellen:

HUDSON 1798 führt aus unserer Gattung in seiner "Flora Anglica" zwei Arten (*A. pratensis* und *A. pubescens* - cf. SMITH 1804) auf. SMITH & SOWERBY 1810 berichten über eine breitblättrige Art aus Schottland, die sie *A. planiculmis* nennen und auch abbilden (cf. Abschnitt 3.1.!). Im Begleittext bezieht sich SMITH auf seine erst ein Jahr später erscheinende Studie, in welcher er allem Anschein nach die nämlichen Pflanzen (Fundortsangabe!) als *A. alpina* neu beschreibt! - Seine Sinnesänderung - weshalb er die Ergebnisse seiner in Druck befindlichen Arbeit korrigiert hat - hängt wohl damit zusammen, daß er zu diesem (späteren) Zeitpunkt erst die Flora Germanica von SCHRADER 1806 zu Gesicht bekommen habe. SMITH ist nun der Meinung, daß seine Pflanze - wenn auch nicht unbedingt in allen Merkmalen (!) - mit *A. planiculmis* wesensgleich sei (cf. ROEMER & SCHULTES 1817), was er aber später (SMITH 1824) widerruft und klarstellt.

Diese Unentschlossenheit (oder Unsicherheit?) von SMITH mußte sich auf die späteren Autoren, die seine Ansichten übernehmen wollten, übertragen. So hat HOOKER 1821 konsequent die betreffenden schottischen Pflanzen *A. planiculmis* genannt; BABINGTON 1867 war sicherlich bemüht, Klarheit in diese Angelegenheit zu bringen, als er sowohl *A. alpina*, als auch *A. planiculmis* um *A. pratensis* scharte, vorsichtigerweise aber erstere als γ . *alpina* aufführte und weiter schrieb: "*A. planiculmis* of E.B.S. 2684 [= HOOKER & SOWERBY 1831] appears to belong to this species, differing in its greatly compressed st. [em], strongly keeled sheaths and more branched panicle". Zu diesem Schritt haben ihn sicher auch die offenbar nicht sonderlich geglückten Abbildungen der drei in Frage stehenden Arten (*pratensis*, *pubescens* und *planiculmis*) bei SMITH & SOWERBY 1803, 1806, 1810 veranlaßt. - Von den zitierten Differentialmerkmalen, durch welche sich *A. planiculmis* hinlänglich charakterisieren läßt, hat SMITH 1811 indes keine Erwähnung gemacht (!); sie mögen vielleicht unter dem Einfluß der Diagnose von SCHRADER in seine Beschreibung (SMITH & SOWERBY 1810) eingeflossen sein!

In der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts war sicherlich die Verwirrung schon so groß, daß den u.E. fundierten Ausführungen

von HOOKER & SOWERBY 1831 keine Aufmerksamkeit geschenkt worden ist. Sie hielten *A. alpina* (SMITH) nicht nur für eine "gute" Art (cf. SMITH 1824!), die in den schottischen Highlands "not uncommon" sei, sondern betonten auch ihre Eigenständigkeit gegenüber *A. planiculmis*, wenn sie ganz entschieden feststellen: "The true plant of SCHRADER has only hitherto been found, and that lately, in one spot in Britain, namely, ... in the Isle of Arran, Scotland".

Diese Ausführungen gehen mit unseren momentanen Vorstellungen konform, die wir aus dem Studium von Herbarmaterial und aus der Analyse einer lebenden Pflanze aus Schottland ⁷⁾ gewonnen haben.

Zumal auf diese Weise geklärt werden konnte, daß die bereits eingeführten Namen durchaus allen an sie gestellten Anforderungen genügen können, bedarf es auch keiner voreiligen taxonomischen Maßnahmen, sondern eher einer eingehenden Überprüfung der offensichtlich recht kritischen und wenig bekannten *A. pratensis* auf den Britischen Inseln.

Die Sippen von *A. alpina* sind z. T. sehr variabel. Wie bei den vorausgegangenen Formenkreisen sind auch innerhalb dieses Komplexes bereits mehrere Sippen beschrieben worden; andere wurden völlig verkannt, sie trugen maßgeblich dazu bei, daß der gesamte Komplex als äußerst kritisch und unübersichtlich gegolten hat. Im Ostalpenbereich konnten wir an dem uns vorliegenden Material mehrere Gruppen unterscheiden, die sich - abgesehen von Kümmerformen - hinlänglich gut charakterisieren ließen; sie können im Augenblick zwei Unterarten zugeteilt werden: subsp. *alpina* und subsp. *pseudoviolacea*.

3.4.1. *Avenula alpina* (SMITH) SAUER & CHMELITSCHK
subsp. *alpina* (Abb. 11; 12 a, b)

Basionym: *Avena alpina* SMITH, Transact. Linn. Soc. London, 10: 335 (1811).

⁷⁾ Lebendmaterial aus Schottland, Angusshire verdanken wir Miss Ursula DUNCAN, wofür wir ihr an dieser Stelle herzlich danken.

Holotypus: Mountains of Clova, Angusshire, leg. W.G. DON, 1807
(LINN - 134.10-135.18 no. 93)⁸⁾

Synonyme:

Trisetum alpinum (SMITH) ROEMER & SCHULTES, Syst. Veget., 2: 663 (1817).

Avena praeusta REICHENBACH, Fl. Germ. excurs., Add., 52 (1830).

Avena pratensis γ . *alpina* (SMITH) BABINGTON, Man. Brit. Bot., 410 (1867).

Avena pratensis var. *alpina* (SMITH) HOOKER, Stud. Fl. Brit. Isles, 438 (1870).

Avena alpina γ *alpina* (SMITH) FIORI & PAOLETTI, Fl. analit. Ital., 1: 73 (1896).

Avena alpina f. *praeusta* (REICHENBACH) BORNMÜLLER, Mitt. Thür. Bot. Ver. N.F., 10: 43 (1897), p.pte.

Avenastrum alpinum (SMITH) FRITSCH, Exc. fl. Oesterr., 53 (1897), p.pte.

Avena alpina subsp. *ausserdorferi* f. *praeusta* (REICHENBACH) HEGI, Ill. Fl. Mittel-Europa, 1: 260 (1907), p.pte.

Avena pratensis subsp. *pratensis* β var. *alpina* (FIORI & PAOLETTI) SAINT-YVES, Candollea, 4: 441 (1931), p.pte.

Helictotrichon alpinum (SMITH) HENRARD, Blumea, 3: 431 (1940), p.pte.

Avenochloa alpina (SMITH) HOLUB, Acta Mus. Nation. Prag, 17, B (5): 229 (1961).

8) Von diesem Beleg ist uns eine Photographie vorgelegen, welche wir der freundlichen Vermittlung von Herrn Dr. E. LAUNERT, London verdanken; dafür wie auch für andere Hilfeleistungen sei ihm an dieser Stelle herzlichst gedankt.

Descriptio

Gramen perenne, (30) 40-50 (70) cm altum. -- Culmi erecti, saepissime basi breviter arcuata, (laxe) caespitosi, saepissime + glabri, interdum autem supra panicula + asperi; innovationes extravaginales vel (pseudo-)intravaginales, stolones (elongatos) perspicue non formantes. -- Foliorum vaginae (sub)teretes, numquam ancipites, + asperae, ore ligula praeditae; inferiores juvenile doliote ochraceae vel adulte + fuscae, internodiis longiores, tunicam stramineam varie coloratam formantes; superiores culmo attingentes, asperae vel glabrescentes, virides, internodio multo breviores. Ligula alba, membranacea, latilanceolata, apice acuta et acuminata, integra vel + laciniata, 2,5-4,0 mm longa. Laminae lineariae, + planae vel + conduplicatae et interdum + tortulosae, virides, utrinque + asperae; laminae foliorum summorum circiter 2-5 cm longae et 2-3 (4) mm latae. -- Inflorescentia elongati-elliptica, + 10-18 cm longa et + 2,5-4 cm lata, indice (longitudo: latitudini) 4-7; spiculis 10-20 munita; axis primarius asper, + strictus, apice versus leviter arcuatus; ramis secundariis suberectis, oblique patentes vel subaccumbentibus, saepissime pauci- vel monospiculatis; pedicelli + asperi, apice + incrassati, 10-15 mm, sed etiam usque ad 20 mm longi. -- Folia innovationum vaginis leviter compressis vel subteretibus, ore ligula membranacea brevissima, + integra et 1-2 mm longa praedita. Laminae lineariae, + planae vel + conduplicatae, apice + indistincte cucullatae et apiculatae, interdum + tortulosae, (saturate) virides, rarissime + caeruleipruinosae, 10-15 (30) cm longae et + 2-3 (4) mm latae, supra asperae, subtus + asperae vel glabrescentes, marginibus cartilaginei-denticulatis; sectione transversa supra unquam cellulis bulliformibus 8-9 in sulcis 2 ornatae, perpauca nervis 11-13 (15), nonnullis exceptis trabeculis sclerenchymaticis munitae. -- Spiculae sub anthesi anguste oblongatae, 20-25 (30) mm longae, virides, non rarius laete purpurei-violaceae, variegatae, floribus 4-6 praeditae. Glumae 2 inaequales, coriaceae, ovati-lanceolatae, trinerviae, late scariosi-marginatae. Lemma infimum obovatum, ex medio dorsi aristatum, coriaceum, + viride et parte superiore + late scariosi-marginatum, apice acuminatum et + denticulatum, supra insertione aristae + longitudinaliter incisum, nervis 5 munitum, mediano in aristam geniculatam transeunte, nervis lateralibus marginem scariosam (sub)percurrentibus, distincte infra dentibus terminatibus. -- Antherae 3, + ochraceae vel + pallide purpureae, + 3-5 (7) mm longae. --

Numerus chromosomatum: $2n = \underline{+ 120}, \underline{+ 126}$.

Karyologisch überprüfte Pflanzen

Dieser Formenkreise schließt sich hinsichtlich der Chromosomen-Zahlen eng an die anderen, bereits behandelten Sippen an: $2n = \underline{+ 120}, \underline{+ 126}$.

Höchstwahrscheinlich bezieht sich ein Gutteil der von HEDBERG 1961 publizierten Zahlen ($2n = \underline{+ 126}$) von Pflanzen aus Schottland auf diese Sippen (cf. Abschnitt 3. 3.).

Eigene Zählungen:

Großbritannien, Schottland: Glen Fee, Clova,

Angus, 2100 feet, 31. 7. 1972, leg.

Ms. U. DUNCAN (HBM: H-240)

$2n = \underline{+ 120}, \underline{+ 126}$

Italien, Südtirol: Seiseralpe, 8. 1971, leg.

F. EHRENDORFER (HBM: H-333)

$2n = \underline{+ 126}$

Standort und Verbreitung

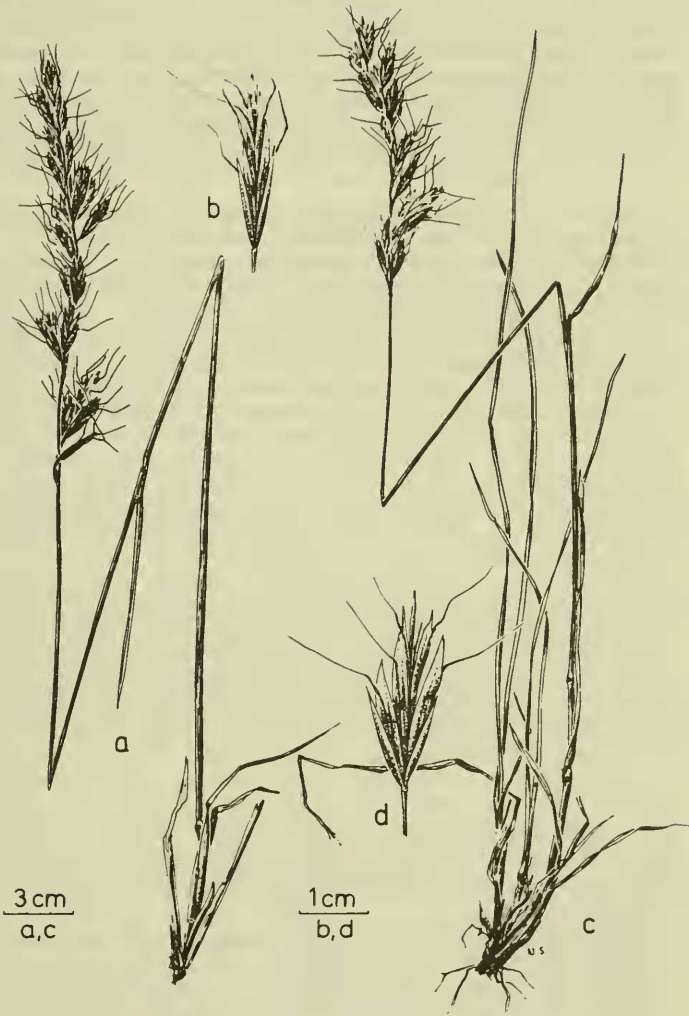
Subsp. *alpina* bevorzugt als Standort relativ wärmebegünstigte Rasengesellschaften (hoch)montaner bis (sub)alpina Lagen, unter offensichtlicher Bevorzugung karbonatreicher Unterlagen.

Abgesehen von den bisher erst wenigen gesicherten Fundpunkten in Schottland umfaßt das Areal unserer momentanen Kenntnis entsprechend Teile der Zentralalpen von Nord- und Südtirol und noch bestimmte Gebiete der Südalpen: Dolomiten und den Monte Baldo; über die Karnischen und Gailtaler Alpen stehen jene Vorkommen in den Julischen Alpen (und eventuell noch auf dem Nanos?) mit dem größeren Arealteil in Verbindung. In den Karnischen Alpen selbst wurde *A. alpina* von uns noch nicht nachgewiesen; die sich darauf beziehenden Angaben von PACHER 1881 könnten u. U. subsp. *alpina* betreffen; sie wurden daher in unseren Karten (Abb. 7 und 9) berücksichtigt. Die Meldung vom Nanos (*Avena praeusta*) geht auf REICHENBACH 1830 zurück;

Abb. 11. *A. alpina* (SM.) S. & CH. subsp. *alpina*:

a = Habitus einer jungen, vor der Blüte stehenden Pflanze;

b = Ährchen; c = kurz vor der Blüte stehende Pflanze aus den Julischen Alpen, Habitus; d = Ährchen.



er hat sich auf Material von WELWITSCH bezogen. Ob ein in Wien (W) aufgefundener Bogen von WELWITSCH zu diesen Pflanzen gehört, läßt sich nicht mehr feststellen. Hinsichtlich des Etikettentextes - "In subalpinis Carnioliae" - könnte es sich wohl um Pflanzen aus den Julischen Alpen, wie auch vom Nanos (große Ähnlichkeit mit der Abbildung bei REICHENBACH 1834!) handeln. Alle genannten Pflanzen zeichnen sich durch langgestielte und große (2, 3-3, 0 cm lange) Ährchen aus (cf. POSPICHAL 1897).

Ein weiterer Beleg mit der Bezeichnung "A. praeusta" wurde von FREYER auf dem Nanos gesammelt; er wird in Ljubljana (LJM) aufbewahrt (WRABER 1973 in litt.). Dieses Exsikkat ist uns nicht zugänglich, da es bereits seit längerem anderweitig ausgeliehen ist (WRABER 1976 in litt.). Solange uns also nicht eindeutig beschriftete Belege vorliegen, können über die Sippenzugehörigkeit der Nanos-Pflanzen lediglich Vermutungen geäußert werden, zumal intensive Nachsuchen des einen von uns unter dem Plaše-Gipfel (cf. POSPICHAL 1897) eher gegen eine Existenz dieser Pflanze zu sprechen scheinen, da dort lediglich *A. pubescens* und *Danthonia alpina* gefunden wurden. Zumal an dieser Stelle in den letzten Jahrzehnten umfänglichere Baumaßnahmen getroffen worden sind, kann allerdings ein dadurch verursachtes Verschwinden dieser Pflanzen nicht völlig ausgeschlossen werden.

Wieweit das Areal von subsp. *alpina* noch über Südtirol hinaus etwa nach Westen ausgreift, läßt sich zur Stunde nicht eindeutig entscheiden. Wenn wir gelegentlichen Befunden, die wir im Anschluß an Herbarstudien erhalten haben, vertrauen dürfen, scheint es nicht ausgeschlossen zu sein, daß (zumindest habituell) ähnliche Sippen insbesondere in den westlichen Südalpen zu erwarten sind.

Gesehene Belege

Schottland, Highlands: 1884, WATSON (IB); - Angus, Clova, Glenn Fee, 1972, DUNCAN (Sa); - Torfar, 1889, LINTON (GZU); - Ben Lawers, 1879 (GZU); - Benin Lavigh [?] Perthshire, 2000', 1889, MARSHALL (W).

Österreich, Nordtirol, Tuxer Alpen: zwischen Igls und Patsch, -, SARNTHEIN (IF); -- Samnaun-Gruppe: Ladis-Schönjöchel, 1967, EHRENDORFER (Sa); Überwasser, 1967, EHRENDORFER (Sa); unter Serfaus, 1350 m, 1926, HANDEL-MAZZETTI (W); --

Ötztaler Alpen: Ötztal inter Umhausen et Soelten, 1823, ZUCCARINI (M); - zwischen Au u. Längenfeld, 1906, - (IF); - Gschnitztal: Trins, 1881, SARNTHEIN (IF); - von Steinach nach Trins, ca. 1150 m, 1953, SCHAEFTLEN (GZU), -- Osttirol, Lienzer Dolomiten: zw. Kartisch u. St. Oswald, 1937, NEUMAYER (W). -- Kärnten, Gailtaler Alpen: Mussen bei Kötschach, 1926, VIERHAPPER (WU); --Literatur-Angaben: (PACHER 1881): Achernach in Plöcken; - Wolaja; - Valentin.

Italien, Südtirol, Zillertaler Alpen: Riedberg prope Gossensass, -, BÄR & HELLWEGER (W); [19] 08, HELM (IF); 1898, MURR (IF); - Riedberg bei Sterzing, 1960, HELLWEGER & STADELMANN (W); - Elzbaum unter Schloß Reifenstein, 1975, KIEM (Sa); -- Südtiroler Hochland, Pfannhorn Gruppe: St. Leonhard b. Brixen, 1975, KIEM (Sa); - Peitler, 1906, HEIMERL (IF); - Furkel gegen St. Virgil in Enneberg, 1500-1700 m, 1902, HÄNDEL-MAZZETTI (WU); -- Sarntaler Alpen: Kammerwiesen bei Vahrn, 1905, HEIMERL (IF); -- Schaliers-Steinwand, Vahrn, 1905, HEIMERL (IF); - Schloß Gerstein/Tinneschlucht, 1973, KIEM (Sa); - Ritten, Bozen, -, HAUSMANN (IB, M); [19] 09, SCHNEIDER (W); - Ritten nächst Oberinn, 1913, VETTER (W); -- Bozen, -, HAUSMANN (W); -- Ampezzaner Dolomiten: Pustertal, -, - (IF); - bei Innichen, 1200 m, 1975, KIEM (Sa); - bei Bad (Alt) -prax⁹⁾, -, HAUSMANN (W); - Toblachersee, 1905, VIERHAPPER (WU); - Innerfeld-Tal bei Sexten, 1904, VIERHAPPER (WU); - Drei Zinnen, 1909, SCHNEIDER (W); - Schluderbach, [1] 870, HACKEL (W); - Höllensteintal unterhalb der Geier Wände, ca. 1450 m, 1973, KIEM (Sa); 1700 m, 1973, KIEM (Sa); -- Südwestliche Dolomiten: Fuß der Geißler Spitzen, 1907, VETTER (W); - am Wetterkreuz bei Lajen, 1971, LIPPERT (M); - Grödnerbach geg. Colfusco, 1907, JANCHEN (W); - nächst dem Grödner Joch, 1907, VETTER (W); - Pufratsch nächst Kastelruth, 1927, VETTER (W); - Ratzes, am Schlernweg, 1904, RONNIGER (W); - Salten, 1972, KIEM (Sa); - Penia/Fassa, -, - (IF); - Fedaja 1910, BEER (IB); - Karersee, -, - (IB); -- Monte Baldo: -, PRECHT (IB); - Valfredda, 1880; GOIRAN (W).

Jugoslawien, Slowenien, Julische Alpen: Tolstec (Tosc), 2000 m, -, PAULIN (GZU, WU); - belo polje in der Wochein, -, PITTONI (W); - Wochein, -, KASTERN (W); -- genaue Herkunft unbekannt [Nanos ??]: In subalpinis Carnioliae, - WELWITSCH (W).

⁹⁾ Wohl eine veraltete (oder falsche) Schreibweise von Prags: Freytag-Berndt, Touristen-Wanderkarte, Blatt 17.

3.4.2. Avenula alpina (SMITH) SAUER & CHMELITSCHKE
subsp. pseudoviolacea (KERNER ex DALLA TORRE)
SAUER & CHMELITSCHKE, comb. nova (Abb. 12, c-d)

Basionym: *Avena pseudoviolacea* KERNER ex DALLA
TORRE, Anl. wiss. Beob. Alpenreisen, 2: 288 (1882).

Lectotypus: Tirol, Alpenwiesen auf dem Blaser bei Trins im
Gschnitzthale, bei 6000', 8. [18]71, leg. KERNER
(WU).

Synonyme

Avena alpina B. *pseudoviolacea* (KERNER ex DALLA
TORRE) ASCHERSON & GRAEBNER, Syn. Mitteleurop. Fl., 2/1:
261 (1899).

Avena alpina f. *praeusta* (REICHENBACH) BORNMÜLLER,
Mitt. Thür. Bot. Ver. N. F., 10: 43 (1897), p.pte.

Avenastrum pseudoviolaceum (KERNER ex DALLA TORRE)
FRITSCH, Exc. fl. Oesterr., 53 (1897).

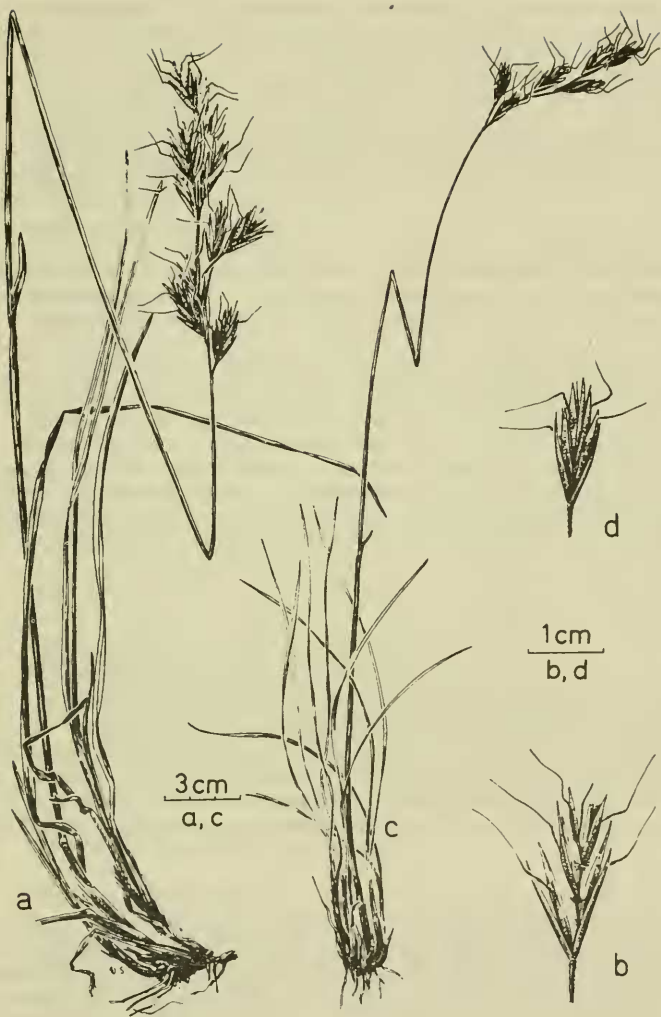
Avena alpina subsp. *pseudoviolacea* (KERNER ex DALLA
TORRE) HEGI, Ill. Fl. Mittel-Europa, 1: 259 (1907).

Avena b) *pseudoviolacea* (KERNER ex DALLA TORRE)
KOCH, Syn. deutsch. & schweizer Fl., 7: 2738 (1907).

Avena alpina subsp. *ausserdorferi* f. *praeusta*
(REICHENBACH) HEGI, Ill. Fl. Mittel-Europa, 1: 260 (1907), p.pte.

Subsp. *pseudoviolacea* ist in der gegenwärtigen Umgrenzung
die zierlichste aller von uns untersuchten Sippen; sie ist in allen
Organen kleiner als die übrigen, sie steigt am höchsten auf - in
die alpine Stufe; ihre oberen Halm-Abschnitte und die wenigen
Ährchen der kurzen (+ "traubenförmigen") Rispen sind meist
intensiv gefärbt. Überdies ist sie bereits durch kurze, an der

Abb. 12. *A. alpina* (SM.) S. & CH. subsp. *alpina*: a = Habitus
einer blühenden Pflanze aus Südtirol; b = Ährchen; --
subsp. *pseudoviolacea* (KERN. ex DT.) S. & CH.:
c = Habitus einer blühenden Pflanze; d = Ährchen.



Basis nicht selten + verdickte Scheiden (Abb. 2)¹⁰⁾ und durch häufig dichten Horstwuchs von den übrigen Arten deutlich geschieden.

Wie aus dem Merkmals-Polygon (Abb. 13) hervorgeht, steht subsp. *pseudoviolacea* zwischen subsp. *alpina* und *A. pratensis*. Subsp. *pseudoviolacea* hat mit beiden je sieben Merkmale gemeinsam (s. Tabelle 2); da ihre Innovations-sprosse nach unserer gegenwärtigen Kenntnis vorwiegend extra-vaginal und nur in einem viel geringeren Ausmaß gelegentlich auch intravaginal entstehen dürften, scheint es uns angebracht, diese Pflanzen wenigstens vorläufig in den Formenkreis von *A. alpina* aufzunehmen (cf. ASCHERSON & GRAEBNER 1899, DALLA TORRE & SARNTHEIN 1906, HEGI 1907, 1936, u. a.). Dafür scheint weiters zu sprechen, daß subsp. *pseudoviolacea* u. U. sogar zur Bildung kurzer Stolonen neigt - Tabelle 2: (+) -, ihre Ährchen eine relativ hohe Zahl an Blüten enthält und daß sie vom Areal her eine nähere Bindung an subsp. *alpina* als an die anderen Sippen zeigt. Die zuletzt vorgebrachten Gründe haben uns auch dazu bewegt, subsp. *pseudoviolacea* vorderhand in den Formenkreis von *A. alpina* aufzunehmen; damit stehen wir keinesfalls im Gegensatz zu KERNER ex DALLA TORRE 1882 und FRITSCH 1897, 1909, 1922, die ihr Artrang zugebilligt haben. Damals war es bekanntlich allgemein üblich, derartig abweichende Sippen als "Kleinarten" zu behandeln.

Descriptio

Praeter descriptionem speciei haec subspecies insuper est designata caulibus tenuioribus et brevioribus, (25) 30-40 (50) cm longis, apice saepissime arcuatis et sicut panicula + intense violacei-coloratis, basi non rarius subbulbiforme, dense caespitosis. -- Vaginis foliorum caulinarum basalium brevioribus, 2-3 cm longis, + cylindricis nec non rarius + secedentibus. -- Ligulis foliorum caulinarum summorum brevioribus, ca. (1,5) - 3 (4) mm longis. -- Laminis foliorum innovationum 5-18 (25) cm

10) Wenn Standorte von subsp. *alpina* gemäht oder beweidet werden, können dadurch auch diese Pflanzen auffallend kurz-scheidig werden. Beim Bestimmen ist diesem Umstand unbedingt Rechnung zu tragen, indem festgestellt wird, ob die betreffenden Pflanzen nicht etwa Kennzeichen der Mahd oder des Verbisses zeigen: oben + gerade abgestutzte Tuniken ohne Spreiten-Reste.

longis et (1) 2 (3) mm latis, + asperis vel glabrescentibus, nervis 9-13 munitis. -- Inflorescentia graciliore, ca. 5-9 cm longa et + 1,5-2,5 cm lata, indice (longitudo: latitudini) 3-4 (5), spiculis 5-8 (10) saepissime intense obscure violacei- vel fusci-purpurei-coloratis praedita. -- Spiculis 1,3-1,6 (2,0) cm longis, floribus 4-5 munitis. -- Nec non area geographica minorem partem speciei in Alpibus centralibus Tiroliae septentrionalis et in Alpibus australibus, "Dolomiti" dictis, sitam occupante.

Standort und Verbreitung

Subsp. *pseudoviola* besiedelt subalpine und alpine Rasenformationen, von wo aus sie wohl auch auf Gesteinsfluren gelangt; sie steigt dort über 2000 m auf.

Nach unserer gegenwärtigen Kenntnis der Verbreitung (Abb. 9) ist subsp. *pseudoviola* nur von wenigen Stellen in Nord-Tirol und zum größeren Teil aus Südtirol bekannt; es erscheint uns verfrüht, sie deswegen schon als einen Endemiten zu charakterisieren, zumal doch weite Gebiete der Südalpen noch nicht planmäßig auf ihr Vorkommen hin überprüft worden sind. Ihre Präsenz sowohl in der Karwendel- und in der Samnaun-Gruppe, sowie in den Ötztaler Alpen, als auch in den Sarntaler Alpen, den Lienzer Dolomiten und in den Dolomiten läßt durchaus eine weitere Verbreitung erwarten. Wir nehmen daher an, daß subsp. *pseudoviola* in Südtirol selbst noch an mehreren Stellen existiert und möglicherweise nicht bloß das Areal von subsp. *alpina* nach Süden hin säumt.

In diesem Zusammenhang sei darauf hingewiesen, daß subsp. *pseudoviola* in mehreren der zehn näher untersuchten Merkmale (Tabelle 2 und Abb. 13) durchaus zu tiefergreifenden Veränderungen befähigt ist; es ist daher nicht ausgeschlossen, daß subsp. *pseudoviola* möglicherweise nach dem Studium eines noch umfangreicheren Materials als ein weiterer, eigener Formenkreis gedeutet werden kann.

Gesehene Belege

Österreich, Nordtirol, Karwendel Gruppe: Solstein, "Zierler Mähder", 1886, EVERS (GZU); -- Samnaun Gruppe: Landeck, [1]886, VICTOR (WU); -- Ötztaler Alpen: Zikenhof bei Mieders, [1]869, KERNER (WU); - Blaser bei Trins im Gschnitztal, [18]71, KERNER (WU - Lectotypus); [1]873, KERNER (WU);

[18] 78, STEIN (WU); 1972, SAUER (Sa); - Wipptal von Steinach nach Trins, 1953, SCHAEFTLEIN (GZU); - Gschnitztal, - SARNTHEIN (IF).

Italien, Südtirol, Lienzer Dolomiten: Helm b. Sexten, 1912, BEER (IB); -- Dolomiten: Höhlensteintal, Geierwände gegenüber Höhlenstein, 1973, KIEM (Sa); - Grödner Joch, 1907, VETTER (W); - unter dem Plattkofel, 2050-2200 m. KIEM (Sa); - Sellajoch, ca. 2200 m, 1904, HANDEL-MAZZETTI (WU); - Rodella, ad 2000 m, [1] 884, HACKEL (GZU); - Durontal, [19] 10, - (IF); - in albus Rosengarten, 1903, BORNMÜLLER (W); - Fedaja (gegen Bindelweg), -, - (IF); 1910, BEER (IB, IF).

4. Neukombinationen weiterer Taxa aus dem näheren Verwandtschaftskreis von *A. planiculmis*, *pratensis*, *adsurgens* und *alpina*

Avenula blavii (ASCHERSON & JANKA) SAUER & CHMELITSCHKE, comb. nova

Basionym: *Avena blavii* ASCHERSON & JANKA, Termész. Füzetek, 1: 99 (1877).

Avenula compressa (HEUFFEL) SAUER & CHMELITSCHKE, comb. nova

Basionym: *Avena compressa* HEUFFEL, Flora (Regensburg), 18: 244 (1835).

Avenula dahurica (KOMAROV) SAUER & CHMELITSCHKE, comb. nova

Basionym: *Avena planiculmis* subsp. *dahurica* KOMAROV, Fl. penins. Kamtschatka, 1: 159 (1927).

Avenula schelliana (HACKEL apud KORSHINSKY) SAUER & CHMELITSCHKE, comb. nova

Basionym: *Avena schelliana* HACKEL apud KORSHINSKY, Acta Horti Petropol., 12: 419 (1892).

5. Bestimmungsschlüssel der im Gebiet häufigeren *Avenula*-Arten

- 1 Scheiden und Spreiten der unteren Haldblätter zumeist + dicht und weich behaart (die bis zur alpinen Stufe aufsteigenden Pflanzen neigen jedoch mehr und mehr zum Verkahlen); Halm meist stielrund; Rispe mit vielen, relativ kleinen 1,0-1,5 cm langen, + aufrechten bis hängenden Ährchen; Callushaare lang (2-3 mm). *A. pubescens* (HUDS.) DUMORT.
- 1+ Scheiden und Spreiten der Haldblätter nicht weich behaart, glatt oder + rau; Halm + zusammengedrückt bis deutlich zweischneidig oder + stielrund; Rispe anders gestaltet, Ährchen immer + aufrecht; Callushaare kürzer (+ 1,5 mm lang).
- 2 Halme höchstens 20-30 cm, im oberen Teil + weich und biegsam, meist nicht starr aufrecht, an der Spitze nicht selten + überhängend; Rispe kurz, häufig an der Spitze + überhängend, 5-10 cm lang und 1,5-2 cm breit; Ährchen häufig einheitlich dunkel gefärbt, 10-15 mm lang; Pflanzen ausschließlich subalpiner und alpiner Rasenformationen.
- 3 Ährchen + 10 mm lang, + intensiv braun bis purpur (violett-) braun überlaufen; freies Ende der Granne (Subula) + 6 mm lang; Halm- und Innovationsblätter meist 2,5-3 mm breit *A. versicolor* (VILL.) LAINZ
- 3+ Ährchen + 15-20 mm lang, + intensiv violett überlaufen; freies Ende der Granne (Subula) meist mehr als 10 mm lang; Halm- und Innovationsblätter schmal, meist nur 1-2 mm breit *A. alpina* (SM.) S. & CH. subsp. *pseudoviolacea* (KERN. ex DT.) S. & CH.
- 2+ Halme länger als 20 cm (ausgenommen gewisse alpine Sippen von *A. alpina*) meist steif aufrecht; Rispe (mit Ausnahme gewisser alpiner Sippen von *A. alpina*) 10-15 cm lang und 2-5 cm breit; Ährchen größer (15-30 mm lang), grün, bisweilen + purpur oder violett gescheckt, jedenfalls nicht einheitlich braun gefärbt; Pflanzen der collinen Stufe bzw. in Tallagen, von da aber auch in montane und gelegentlich bis in die subalpine Stufe aufsteigend.

- 4 Einzeipflanzen oder mehrere Pflanzen zu Trupps vereinigt, zumeist mit kurzen oder längeren unterirdischen Ausläufern; Halmblattligulae meist über $4/4,5$ mm lang; Deckspelzen (d_1) \pm gedrunge oval, mäßig zugespitzt, Seitennerven zumeist deutlich im Hautrand endend (wenn länger, siehe subsp. *ausserdorferi*).
- 5 Pflanzen sattgrün, niemals blaubereift; Innovationsblätter sehr breit (8-15 mm), mit 25-32 Nerven; Ausläufer gedrunge, \pm 5-10 cm lang; Scheiden der jungen Halmblätter oft durch ca. 0,5 mm lange, abwärtsgerichtet "stachelförmige Haare" überaus rau; Halmblattligula 6-8 (10) mm lang
A. *planiculmis* (SCHRAD.) S. & CH.
- 5+ Pflanzen (meer)grün oder \pm stark blaubereift; Innovationsblätter schmaler, \pm 9 mm breit, mit 13-21 Nerven; Ausläufer dünn, bisweilen stark verlängert, 5-30 cm lang; Scheiden der Halmblätter \pm kahl bis \pm (mäßig) rau (hervorgerufen durch weniger als 0,3 mm messende Zähnnchen); Halmblattligula (3) 4-6 (7) mm lang.
- 6 Stets mit 10-30 cm langen Stolonen; meergrün und häufig \pm intensiv blaubereift; Innovationsblätter (abgesehen von Kümmerformen) (3) 4-9 mm breit, meist mit 17-21 Nerven; Seitennerven der Deckspelze kurz, im Hautrand endend; Pflanzen xerothermer bis mäßig feuchter Standorte tieferer Lagen, gelegentlich bis in die subalpine Stufe aufsteigend
A. *adsurgens* (SCHUR ex SIMONK.) S. & CH.
subsp. *adsurgens*
- 6+ Ausläufer vorhanden, meist kürzer (\pm 5-10 cm lang); grün bis meergrün, in der Natur nicht oder nur äußerst schwach blaubereift; Innovationsblätter schmaler, 2-3 mm breit, mit 13-17 Nerven; Seitennerven der Deckspelze erreichen häufig (oft nur angedeutet) \pm die Zähnnchen des Hautrandes; Pflanzen der zentralalpinen Lärchenstufe
A. *adsurgens* (SCHUR ex SIMONK.) S. & CH.
subsp. *ausserdorferi* (ASCHERS. & GRAEB.) S. & CH.

4+ Dichte Horste oder zu mehreren in + dichten Trupps; meist ohne deutliche Ausläufer; Haldblattligula meist unter 4/4, 5 mm lang; Deckspelzen (d_1) + schmal-oval und + scharf zugespitzt, Seitennerven erreichen die Zähnen des Hautrandes oder enden knapp darunter.

7 Innovationsssprosse vorwiegend extravaginal.

8 Halme kräftig und + starr aufrecht, 40-70 cm hoch; Rispen + länglich-eiförmig, zwischen 10 und 18 cm lang und meist + 2, 5-4 cm breit, mit 10-20 4-7-blütigen Ährchen, diese häufig + grün oder nur mäßig violett überlaufen; Innovationsblätter 2-3 (4) mm breit, mit (11) 13-15 Nerven

A. alpina (SM.) S. & CH. subsp. *alpina*

8+ Halme dünn und an der Spitze + überhängend, (20) 30-40 (50) cm hoch; Rispe 5-9 cm lang und 1, 5-2, 5 cm breit, mit nur wenigen (5-8) 4-5-blütigen Ährchen, diese sind zumeist intensiv violett gefärbt; Innovationsblätter + (1) 1, 5-2 mm breit, mit meist 9-13 Nerven

A. alpina (SM.) S. & CH. subsp. *pseudo-violacea* (KERN. ex DT.) S. & CH.

7+ Innovationsssprosse zumeist intravaginal.

A. pratensis (L.) DUMORT.

6. Diskussion

Eine Grobgliederung der von uns näher berücksichtigten Formkreise läßt sich bereits mit Hilfe vegetativer Merkmale durchführen: *A. planiculmis* s.l. und *A. adsurgens* s.l. besitzen stets extravaginale Erneuerungssprosse, meist über 4 mm breite Blätter und deutlich gestreckte Ausläufer. - Eine bevorzugte Bildung intravaginaler Innovationsssprosse (mit schmäleren Blättern) und eine damit einhergehende Unterdrückung von Stolonen begünstigen die dichte, horstige Wuchsweise von *A. pratensis* s.l. - Vorwiegend extravaginale Innovationsssprosse, doch zumeist ohne auffällige Läuferbildung kennzeichnen den in unterschiedlich dichten Trupps (oder Horsten) wachsenden *A. alpina*-Komplex (Abschnitt 2. und Abb. 1-2). Hinsichtlich der eben genannten Merkmale könnte der Eindruck entstehen, daß *A. alpina* eine ge-

wisse "intermediäre" Stellung zwischen den beiden eingangs erwähnten Formenkreis-Gruppen einnimmt.

Über die weitere Verteilung der insgesamt zehn näher analysierten Merkmale auf die festgestellten Sippen gibt Tabelle 2 und das Merkmals-Polygon (Abb. 13) näheren Aufschluß: Die gedrungeneren Deckspelze mit relativ kurzen Seitennerven (Abb. 6), die Länge der Halmsblattligula (Abb. 5) sprechen weiters für eine engere Zusammengehörigkeit der beiden erstgenannten Sippengruppen (*planiculmis* - *adsurgens*), aufgrund der sattgrünen Farbe und der relativ kurzen und dicken Innovationssprosse/Ausläufer mit strohfarbenen Scheiden (Tuniken) (Abb. 1), sowie der umfänglicheren Blütenstände mit einer hohen Zahl vielblütiger Ährchen (Tafel 1) hebt sich *A. planiculmis* von der meergrünen, nicht selten sogar blaubereiften *A. adsurgens* s.l. ab, die auch im Durchschnitt kürzere Blatthäutchen und in typischen Fällen weniger umfängliche Infloreszenzen aufweist (Abb. 8).

A. pratensis s.l. und *A. alpina* s.l. besitzen demgegenüber meist noch kürzere Ligulae als *A. adsurgens*, spitze Deckspelzen mit langen Seitennerven und ebenfalls + meergrüne Färbung, welche ähnlich wie bei *A. adsurgens* je nachdem durch eine + erkennbare Blaubereifung verändert werden kann.

Der Formenkreis von *A. pratensis* s.l. (Abb. 2 und Tafel 2) läßt sich weiter durch strengen Horstwuchs, die oft auffallend kurzen Ligulae, die meist schmalen Blätter und durch die verhältnismäßig kleinen Ährchen (Abschnitt 3.3.) von *A. alpina* subsp. *alpina* (Abb. 2 und 11, 12 a-b; Abschnitt 3.4.1.) unterscheiden. Von letzterer ist subsp. *pseudoviolacea* (Abb. 12, c-d; Abschnitt 3.4.2.) eindeutig aufgrund ihres kurzen, ± überhängenden Halmes, der kleinen dunkel gefärbten Infloreszenz, sowie durch die kurzen, oft an der Basis + verdickten und nicht selten auffasernden Scheiden (Abb. 2) hinreichend gut geschieden. Sie ist generell in allen Teilen zierlicher als subsp. *alpina*. Diese Kriterien, wie auch die sehr ähnlichen Standortsansprüche könnten Verwechslungen mit *A. versicolor* nicht ausschließen; über ihre Trennung s. Abschnitt 5., Punkt 2.

Der *A. adsurgens*-Komplex zerfällt in eine Anzahl nur recht mangelhaft voneinander geschiedener Sippen, deren Erkennen überdies durch eine ausgesprochen starke Veränderlichkeit erschwert wird (Abschnitt 3.2.1.; Abb. 8). Von ihnen ist subsp. *ausserdorferi* noch am besten definiert (Abschnitt 3.2.2.; Abb. 10); sie treibt schlanke, extravaginale Erneuerungssprosse, die zu kurzen Ausläufern auswachsen (Abb. 1). Bezüglich ihrer Grundblätter, Ligulae und Deckspelzen (Abb. 3, 5, 6) nähert sie sich allerdings mehr *A. alpina*; Ausläufer, starr aufrechte Halme und der Habitus, vor allem die hohe Zahl gemeinsamer Merkmale, nämlich acht (Abb. 13 und Tabelle 2) zeigen aber deutlich ihre nähere Verwandtschaft zu subsp. *adsurgens* auf.

Weitere aufschlußreiche Details offenbaren die ökologischen Ansprüche an den Standort, die Vertikal-Verteilung und die damit wohl eng zusammenhängende Arealgestaltung, welche letztere aber erst für einige Sippen in sehr grober Näherung bekannt ist.

Für die tieferen und untersten (?) Etagen ist *A. pratensis* s.l. kennzeichnend; sie bevorzugt offensichtlich basen-/Karbonatreiche Trockenrasen über + lockerer und wohl auch durchlässiger Unterlage der planaren (?) bis collinen Stufe (cf. ZIELONKOWSKI 1973; Tabelle 1); aufgrund ihrer weiten Verbreitung (Abb. 7, C) von West- bis Osteuropa wird sie sowohl speziell ozeanisch, als auch kontinental adaptierte Sippen umfassen. *A. pratensis* erreicht unser Gebiet entgegen älteren Ansichten nur am Nord- und Ostrand der Alpen, ohne jedoch generell tiefer ins Gebirge einzudringen (cf. Abb. 9).

Meldungen aus den inneralpinen Trockengebieten der Ostalpen (BRAUN-BLANQUET 1961) beruhen sicherlich auf Verwechslung mit *A. adsurgens*, welche wohl ebenfalls bereits mit mehreren Sippen von Siebenbürgen her über Nord- und Westungarn bzw. die Tschechoslowakei bis in den Lungau vorkommt (cf. Abb. 7).

Gewisse Sippen unmittelbar nördlich und östlich der Karpaten besitzen zwar recht ähnlichen Habitus (cf. SAGORSKI & SCHNEIDER 1891, GRECESCU 1898, ZAPAŁOWICZ 1906, ROSCHEWIZ 1934, KOCZWARA 1926, MORARIU & BELDIE 1972 etc.). Über ihre Zugehörigkeit zu diesem oder gar einem anderen Formenkreis lassen sich aber im Augenblick noch keine konkreten Angaben machen. Entsprechendes gilt für die weitab liegenden Pflanzen aus dem Piemont, die HOLUB 1961, 1972 in näheren Zusammenhang mit + entsprechenden Pflanzen auf dem Balkan bringt (vgl. SAINT-YVÈS 1931 und Abschnitt 3.2.1.). Bestimmte Unterschiede

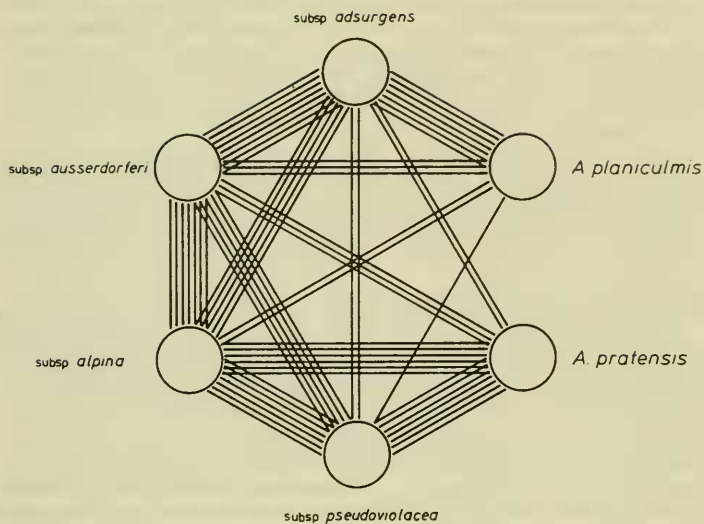


Abb. 13. Merkmals-Polygon; weitere Erläuterungen s. Tabelle 2 und Abschnitt 6.

in der Ausgestaltung der Blätter, Ligulae, Rispen, in der Wuchsform, Färbung etc. lassen allerdings auch auf einen eigenen Entwicklungsgang schließen. Zumal diese Unterschiede wiederum nur graduell und noch kaum untersucht worden sind, ist ein provisorischer Anschluß dieser Sippen an *A. adsurgens* s.l. vertretbar (Abb. 7, A). Möglicherweise zeigen die südalpinen und südosteuropäischen Pflanzen von *A. adsurgens* s.lat. im großen und ganzen eine ähnliche Verbreitungstendenz, wie sie jüngst für *Pulmonaria angustifolia* s.l. entdeckt worden ist (cf. SAUER 1975).

Subsp. *adsurgens* ist in unserer Umgrenzung eine ausgesprochen (sub)kontinentale Sippe mit zentraleuropäisch-ostalpinen, pannonisch(-sarmatischer?) Verbreitung. Sie ist offensichtlich bodenvag; im Gebiet siedelt sie häufig an extrem trockenen Hängen in der (oberen) collinen bis unteren montanen Stufe, vorwiegend in Südlage (Abschnitt 3.2.1.). In Siebenbürgen kommt sie wohl nicht selten in Weinbaugebieten oder an ökologisch ähnlichen Standorten vor; sie wächst weiters nicht nur über Alluvionen (Alpenostrand), sondern siedelt im Westen bevorzugt in den + offenen Formationen um/in lichten Kiefernwäldern der bekannten ostalpinen Serpentinsteine oder über Kristallin. Die Besonderheit dieser Standorte haben wahrscheinlich auch das Überleben der sonst relativ konkurrenzwachen Pflanzen auf die Dauer ermöglicht. Die Böden größerer Becken, wie etwa des Alfölds, dürfte subsp. *adsurgens* "meiden". Sie wird in den Zentralalpen (Schladminger, Radstädter und Hohe (?) Tauern, in den südlichen Zillertaler Alpen) von der nahe verwandten und auf die zentralalpine Lärchen-Fichtenzone beschränkte subsp. *ausserdorferi* abgelöst, die bisher wohl aufgrund wenig bezeichnender Beschreibungen verkannt worden ist (Abschnitt 3.2.2.).

Am höchsten steigt von unseren Sippen wahrscheinlich subsp. *pseudoviola*, die ausschließlich auf (sub)alpinen Matten angetroffen wird. Sie besitzt einen ihr eigenen Habitus (Abb. 12, c-d) und steht sonst auch gewissermaßen zwischen subsp. *alpina* und *A. pratensis* (Abb. 13); ihre (vorläufige) Zuordnung zu *A. alpina* s.l. läßt sich hinsichtlich der oben erwähnten Merkmale (Abschnitt 3.4.2.), vor allem aber aufgrund der engen Verflechtung der Gebiete beider Sippen (Abb. 7, A; Abb. 9) ohne weiteres vertreten. Über ihren endgültigen Status kann allerdings erst entschieden werden, wenn wir auch die noch wenig behandelten Hafersippen östlich und westlich der Dolomiten, insbesondere aber *A. pratensis* besser kennen.

Subsp. *alpina* hat mit *A. planiculmis* s.l. nicht nur die Vertikalverbreitung in entsprechenden hochmontanen/sub-alpinen Lagen gemeinsam, sondern auch eine noch schwer verständliche Disjunktion: Alpen bzw. Sudeten/Karpaten - Schottland (Abb. 7, A und B). Ihren ökologischen Ansprüchen gemäß existier(t)en in Schottland *planiculmis*-ähnliche Pflanzen auf einer Insel an der Westküste; subsp. *alpina* bevorzugt die Highlands bzw. die Gebiete im östlichen Teil Schottlands (Abb. 7, B). Während die Disjunktion für *A. planiculmis* endgültig zu sein scheint, bestehen vorderhand gewisse Vermutungen, daß *A. alpina* möglicherweise da und dort noch zwischen Schottland und den Alpen gefunden werden könnte. In der dargestellten Verbreitung besitzt unsere Pflanze gewisse Analoga wohl in den europäischen Sippen von *Oxytropis campestris* (MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965) und in *Myosotis alpestris* (GRAU 1964).

Selbstverständlich verlangen die zuletzt vorgetragenen Befunde und Beziehungen nach einer plausiblen Erklärung. Zum gegenwärtigen Zeitpunkt lassen sich bestenfalls Andeutungen geben, denen allerdings unter Zugrundelegen der bisher erhaltenen Daten als Arbeitshypothese einige Berechtigung zukommen dürfte.

GAYER 1932 erklärte alle von uns unter *A. alpina* s.l. und *A. adsurgens* s.l. zusammengefaßten Sippen als Hybride zwischen *A. planiculmis* und *A. pratensis*; dies fordern zuletzt im wesentlichen auch HOLUB 1972 und GERVAIS 1973 b. Alle in Frage stehenden Pflanzen enthalten hohe Chromosomenzahlen ($2n = 18x = +126$), die gelegentlich nach unten, wie auch nach oben hin abweichen können, und die auf manigfaltige infraspezifische Hybridisierung zwischen Populationen bzw. Einzelpflanzen mit anderem Ploidiegrad (12x, 14x, 16x) zurückgeführt werden (GERVAIS 1973 b).

Wenn man die Ergebnisse der historischen Botanik, insbesondere jene der Vegetationsentwicklung seit dem Tertiär in unsere Betrachtungen mit einbezieht (z. B. FRENZEL 1968), so steigen gewisse Bedenken gegen die erwähnte, wohl sehr schematisch wirkende Hybridisierungs-Hypothese, vor allem aber gegen ihre sicherlich zu einfache Grundvorstellung auf. Diese Bedenken drängen sich auch deshalb auf, weil unseres Wissens im Hinblick auf die behandelten Formenkreise noch nie ein Versuch unternommen worden ist, die Voraussetzungen für derartige Postulate genauer zu analysieren. Höchstwahrscheinlich kommt dabei den Eiszeiten als Selektions- und Gestaltungsfaktor eine nicht unbe-

deutende Rolle zu.

Neben allgemeineren morphologischen Kriterien (GAYER 1932) führt HOLUB 1961/1962 als Hauptargument für eine hybridogene Entstehung von "A. alpina" (= A. alpina und A. adsurgens!) die intermediäre Blattbreite, welche zwischen jener von A. planiculmis und A. pratensis liegen soll, ins Treffen (cf. ähnliche Vorstellungen bei VIERHAPPER 1902!). GERVAIS 1973 hat diesen Gedanken aufgegriffen und im Anschluß an Kreuzungsexperimente für unsere montan-(sub)alpinen Sippen ebenfalls nicht nur Hybridisation als erwiesen erachtet, sondern daraus auch taxonomische Maßnahmen abgeleitet (Abschnitt 3. 4. 1.).

Anhand der verfügbaren Daten läßt sich natürlich noch nicht eindeutig entscheiden, ob unsere Arten ihre Existenz ausschließlich dem Pleistozän verdanken. - Ihr hoher Ploidiegrad spricht vorerst wohl nicht gegen eine Annahme, die den Beginn der recenten Sippen noch in die Tertiärzeit verlegt. Die damals recht weitläufigen und verhältnismäßig einheitlichen Vegetationsräume (cf. FRENZEL 1968) dürften eine Ausbreitung solcher Sippen überdies begünstigt haben. In diesem Zusammenhang mögen uns die Vorstellungen von GERVAIS 1973 über eine mögliche Entstehung von A. pratensis als Modell Hilfe leisten: Er nimmt an, daß wohl wiederholte infraspezifische Hybridisierung zwischen Sippen mit verschiedenem Polyploidiegrad die hohen Zahlen ergeben hätten, wobei er die Basis offensichtlich im Umkreis gewisser diploider Ahnen des A. bromoides- (bzw. sulcata-) Komplexes vermutet. - Welche Entwicklung indes A. planiculmis durchgemacht hat, liegt allerdings noch völlig im Dunklen!

Die immerhin ziemlich strenge Bevorzugung von bestimmten Höhenstufen und ihre Anpassung an damit koordinierte ökologische Bedingungen könnte ausschließlich als das Ergebnis einer Spezialisierung in glazialer und postglazialer Zeit gedeutet werden; berücksichtigt man aber ein durchaus mögliches tertiäres Alter und vergleicht damit einmal die morphologischen Befunde und zum anderen die heutige Vertikal-Verteilung, so erscheint es uns gar nicht mehr so sehr bei den Haaren herbeigezogen, wenn wir vorderhand wenigstens für A. planiculmis s.l. eine bereits auf das Tertiär zurückgehende spezifische ökologische, wie auch morphologische Differenzierung annehmen. MORTENSEN 1952 bzw. MERXMÜLLER & POELT 1954 folgend könnte das heißen, daß z. B. A. planiculmis gerade in ihren heutigen Wohnbereichen oder - der pleistozänen Depression der Höhenstufen um \pm 100-200 m

entsprechend - geringfügig darunter überdauert hat. Dafür könnte die "punktförmige" Erhaltung von *planiculmis*-ähnlichen Pflanzen in Südwest-Schottland sprechen; überdies könnte durch die Annahme eines Auslöschens ehemals existierender Sippen während des Pleistozäns die breite Areallücke zwischen den Sudeten und Schottland (Abb. 7) eine durchaus plausible Erklärung finden. Ebenso könnten damals bestimmte Vorläufer auch östlich des Sudeten-Karpaten-Bogens verschwunden sein; damit ließe sich wiederum zwanglos ein näherer Zusammenhang mit den habituell und wohl auch morphologisch recht ähnlichen Sippen in Sibirien und auf Kamtschatka, *A. dahurica* herstellen (cf. HULTEN 1927, KOMAROV 1927, ROSCHEWIZ 1934, - GERVAIS 1973: vikariierende Arten!). Bereits HULTEN 1927 hatte Schwierigkeiten in der Erklärung dieser Verbreitung: "Type of distribution?". Am ehesten ließen sich *A. planiculmis*/*A. dahurica* noch mit *Ligularia sibirica* (MEUSEL 1943) vergleichen, welche letztere jedoch im Osten ein großes geschlossenes und weiter im Süden gelegenes Areal aufweist. Sollten unsere Überlegungen richtig sein, könnte uns unter Umständen *Pinus cembra* (cf. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965) einige Anhaltspunkte über den "Mechanismus" der Arealgestaltung von *A. planiculmis* und *A. dahurica* vermitteln, die beide eher dem subozeanischen Bereich Eurasiens angehören (s. Abb. 7, HULTEN 1927, MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965), während *P. cembra* eine ausgesprochen kontinental geprägte Art vorstellt, die in Ostsibirien die subozeanischen Gebiete meidet.

Bisher wurden die für einen Hybridkomplex gehaltenen Sippen pauschal behandelt. Nach den Vorstellungen von GERVAIS 1973 b würden sowohl *A. adsurgens* s.l., als auch der Formenkreis von *A. alpina* ihre Existenz einer Vermischung von *A. pratensis* mit *A. planiculmis* verdanken. Wie indes aus Abschnitt 3. dieser Studie hervorgeht, umfaßt der vermeintliche Introgressions-Komplex wenigstens zwei gesonderte Formenkreise, von denen der *A. adsurgens*-Komplex als sicherlich kontinental geprägte Sippe unbedingt gesondert behandelt werden muß.

Soweit es subsp. *adsurgens* selbst betrifft erscheint ein Überdauern der Eiszeit an Ort und Stelle, d.h. in den Ostalpen bzw. an deren Ostrand schon allein hinsichtlich ihrer ökologischen Besonderheiten denkbar (cf. NIKLFELD 1972). HOLUB 1972 weist ausdrücklich darauf hin, daß *A. adsurgens* im Alföld nicht vorkommt (vgl. Abb. 7); ein solches Verhalten fällt zunächst kaum auf, da eine ganze Reihe allerdings stärker ozeanisch ge-

prägender Arten grundsätzlich den Kernbereich der Großen Ungarischen Tiefebene meidet: z.B. *Hordelymus europaeus*, *Allium ursinum*, *Convallaria majalis*, *Galanthus nivalis*, *Stellaria nemorum*, *Anemone nemorosa* (subsp. *nemorosa*), wie auch die eher subkontinentale Species *Trollius europaeus* (s. MEUSEL, JÄGER & WEINERT 1965). Die genannten Arten besitzen relativ großräumige Areale, die ihre heutige Umgrenzung sicherlich zu einem Gutteil einem größeren nach- und späteiszeitlichen Gebietszuwachs verdanken. Das Fehlen von *A. adsurgens* in der Pußta könnte unter Umständen damit zusammenhängen, daß diese Art im Pleistozän, als das Ungarische Becken nochmals überflutet worden ist (SCHÖNENBERG 1971), bereits fertig ausdifferenziert und im wesentlichen auf ihr heutiges Gebiet festgelegt war.

Der andere Komplex, die Sippen um *A. alpina* s.l. tendieren in den allermeisten Merkmalen zu *A. pratensis* s.l., insbesondere auch in ihrer Blattbreite (!) - (cf. Tabelle 1). Eine Wertung dieser Pflanzen kann daher nur in Gemeinschaft mit *A. pratensis* sinnvoll sein.

GERVAIS 1973 b hat die in Frage stehenden südwest-europäischen Sippen in Übersicht dargestellt; demnach existieren dort (noch) eine Reihe nah miteinander verwandter Sippen. Unter ihnen sind aufgrund der Kenntnis der Chromosomenzahlen sowohl niedrig-, wie auch hochpolyploide Sippen vertreten. Ausschließlich diploid dürften *A. sulcata* (West- und Südfrankreich, Nordwestspanien, Portugal, ? Rif- und ? Mittlerer Atlas) - (cf. FERNANDES & QUEIROS 1969) und *A. levis* (Endemit der Sierra Nevada) sein; Tetraploide und Hexaploide fand GERVAIS in "*A. albinervis*" (westmediterran, mit *A. sulcata* nächst verwandt), schließlich umfaßt Diploide, Tetra- und Hexaploide die ebenfalls westmediterrane *A. bromoides*.

Wenn man von der Annahme einer möglichen Beteiligung von *A. sulcata* und *A. levis* absieht, vermutet GERVAIS insbesondere im Umkreis der Ahnen von *A. bromoides* die Ausgangssippen der recenten *A. pratensis*, welche somit im wesentlichen mediterranen Ursprungs wäre.

Für morphologisch geringfügig abweichende Sippen von *A. pratensis* s.l. konnten in Südwest-Europa überdies unterschiedliche Chromosomen-Zahlen beigebracht werden, demnach besitzt "*A. vasconica*" $2n = 98$ und "*A. requienii*" $2n = 140$ oder ± 147 Chromosomen, während die "nördlichen", für uns

speziell interessanten Pflanzen zumeist $2n = 126$ Chromosomen aufweisen.

Werden die in Tabelle 1 vergleichend aufgeführten Merkmale (sowie eine Aufstellung der aufgefundenen Kombinationsmöglichkeiten zwischen den behandelten Sippen - Tabelle 2 und Abb. 13) berücksichtigt, ergeben sich wohl kaum unmittelbare Hinweise auf Hybridisierung zwischen *A. planiculmis* und *A. pratensis*: Introgressionen zwischen ihnen müßten sich demnach - wenn überhaupt! - schon in vor-pleistozäner Zeit ereignet haben.

Von unseren Sippen nimmt lediglich subsp. *ausserdorferi* eine gewisse intermediäre Stellung zwischen subsp. *alpina* und subsp. *adsurgens* ein, die unter Umständen mit Hilfe introgressiver Vorgänge gedeutet werden könnte (s. Abschnitt 3.2.2. und 3.4.1.); solange wir nicht alle Formenkreise des Gebietes besser kennen, ist eine solche Interpretation allerdings nur von ausgesprochen hypothetischem Interesse!

Subsp. *pseudoviolacea* nähert sich in vielen Merkmalen zwar deutliche *A. pratensis* s.l., sie hat aber ohne Zweifel einen völlig eigenen Weg der Weiterentwicklung beschritten (Abschnitt 3.4.2.).

Wenn wir die Schlußfolgerungen unserer Überlegungen zusammenfassen, so lassen sich die behandelten Sippen in zwei große Blöcke aufteilen:

(1) der eine westeuropäisch, submediterran-ozeanische enthält *A. pratensis* s.l., welche sich offensichtlich in eine weniger morphologisch als karyologisch differente südwesteuropäische Gruppe (*A. bromoides*, *A. sulcata*, *A. levis*) und in eine "nördliche", atlantische (?) bis subatlantische, mitteleuropäisch-boreale bis (?) sarmatische Gruppe gliedern läßt; der letzteren sind Sippen mit $2n = 126$ eigen, die sich sowohl auf *A. pratensis*, als auch auf die damit wohl nächstverwandte *A. alpina* s.l. verteilen.

(2) Dem östlichen, zentraleuropäischen bis ostasiatischen Block gehören von hochpolyploiden Arten einmal die subatlantisch geprägten Formenkreise von *A. planiculmis* und *A. dahurica*, (Ploidiestufe?), sowie die subkontinentale *A. adsurgens* s.l. an; *A. compressa* (balkanischer Endemit mit moesischer Verbreitung - HOLUB 1962) und *A. schelliana* (Podolien bis Ostasien: Amur und Sachalin) sind diploid, erstere soll nach

GERVAIS 1973 b überdies zum Komplex der westeuropäischen *A. sulcata* vermitteln.

Die spezifische Differenzierung der Sippen beider Blöcke hat wahrscheinlich ziemlich früh (möglicherweise im Tertiär) eingesetzt; während des Pleistozäns wurden dann bestimmte, wohl schon frühzeitig mit besonderen ökologischen Ansprüchen + korrelierte Sonderentwicklungen stärker betont und die Areale + eingeschränkt, z.T. wohl sogar + zerstückelt. Interspezifische Hybridisation ist offensichtlich während der spätglazialen und nacheiszeitlichen Weiterentwicklung zwischen den Sippen des westlichen und des östlichen (auf der Artebene) viel weniger zum Tragen gekommen, als bisher allgemein angenommen worden ist.

Für Diskussionsbeiträge, insbesondere aber für die Bereitstellung des für unsere Kulturversuche benutzten Geländes im Botanischen Garten München-Nymphenburg danken wir Herrn Prof. Dr. H. MERXMÜLLER herzlichst.

Herrn Prof. H. MELZER, Zeltweg - Österreich verdanken wir zahlreiche Herbarbelege und umfangreiches Lebendmaterial; dafür wie auch für seine Bereitschaft, daß er mit dem einen von uns ausgedehnte Sammelreisen in Steiermark und im Burgenland unternommen hat, möchten wir ihm an dieser Stelle unseren verbindlichsten Dank aussprechen.

Dank gebührt ebenfalls den Direktoren folgender öffentlicher Sammlungen: BP, GZU, IB, IF, LI, M, W, WU, sowie auch den folgenden Damen und Herren, die unsere Arbeit in manigfacher Weise unterstützt und gefördert haben: Miss Ursula DUNCAN, Arbroath Angus Schottland; Prof. F. EHRENDORFER, Wien; Dr. G. FEKETE, Budapest; Dr. C. GERVAIS, Ottawa/Kanada; Dr. J. HOLUB, Prag-Průhonice; Dr. J. KIEM, Bozen; Dr. D. KOVATS, Budapest; Dr. E. LAUNERT, London; Dr. H. SCHOLZ, Berlin; Ing. T. STER und Prof. Dr. H. TEPNER, Graz; Dr. T. WRABER, Ljubljana.

Die Sammlung karyologischer Daten ließ sich im Anschluß an ein von der Deutschen Forschungsgemeinschaft großzügig gefördertes Arbeitsprogramm des einen von uns in kurzer Zeit werkstelligen, wofür an dieser Stelle bestens gedankt sei.

7. Zusammenfassung

(1) Aufgrund eingehender morphologischer und chorologischer Studien (Abschnitt 2. und 3.) ließen sich in den Ostalpen bzw. in den unmittelbar angrenzenden Gebieten eindeutig mehrere Formenkreise von ausdauernden Wildhafern nachweisen.

(2) Wenn die von HOLUB 1962 (1961) vorgeschlagene Gattungsgliederung erhalten bleiben soll, kann auf die von ihm von *Helictotrichon* s.l. abgetrennten Untergattungen *Pubavenastrum* und *Pratavenastrum* nur der Name *Avenula* (DUMORT.) DUMORT. übertragen werden (1. Einleitung).

(3) Alle näher untersuchten Arten sind hochpolyploid, zumeist mit $2n = 18x = +126$ Chromosomen; daneben werden allerdings noch gelegentlich andere Zahlen, wie $2n = 98$ (14x), 112 (16x) und $2n = +120$, gefunden.

(4) Von den untersuchten Komplexen sind zwei in + großen Teilen der Ostalpen beheimatet: *A. adsurgens* s.l. ist von Siebenbürgen über die Tschechoslowakei bis in die inneralpinen Trockentäler Ostösterreichs verbreitet; noch weniger bekannte Sippen in der Poebene und auf der Balkanhalbinsel sind diesem Formenkreis vorläufig angeschlossen worden. In den Ostalpen werden innerhalb von *A. adsurgens* zwei Unterarten - subsp. *adsurgens* und subsp. *ausserdorferi* unterschieden, welche letztere in der zentralalpinen Lärchen-Fichten-Stufe von der westlichen Obersteiermark über den Lungau bis ins südöstliche Südtirol vorkommt.

Der andere ostalpine Komplex wird durch *A. alpina* s.l. verkörpert. - *A. planiculmis* fehlt den Alpen vollständig; *A. pratensis* erreicht sie lediglich in den größeren Flußtälern.

(5) Weiters haben unsere Untersuchungen gezeigt, daß die üblicherweise angenommene (weitläufige) Hybridisierung zwischen *A. planiculmis* und *A. pratensis* s.l. für eine Erklärung der Herkunft der alpinen Sippen offensichtlich einige Widersprüche enthält (Abschnitt 6.): *A. planiculmis* stellt wahrscheinlich eine Relikt-Sippe vor, die aber wohl zur ostasiatischen *A. dahurica* nächst verwandt ist. Ein zur Stunde noch schwer zu interpretierender "Vorposten" von *A. planiculmis* s. latiss. dürfte indes in Südwest-Schottland existieren.

An diesen wohl + (sub)ozeanisch geprägten Formenkreis läßt sich unter Umständen der *A. adsurgens*-Komplex anschließen, welcher (subsp. *adsurgens*!) aber im großen und ganzen +

subkontinentale Prägung bekundet.

Hinsichtlich ihrer morphologischen Ausgestaltung und aufgrund des Vorkommens in der Lärchenstufe der Zentralalpen könnte subsp. *ausserdorferi* zum folgenden Formenkreis hin vermitteln; ob subsp. *ausserdorferi* als ein Introgressions-Komplex gedeutet werden darf, läßt sich vorderhand allerdings noch nicht entscheiden.

Die Sippen um *A. alpina* s.l. dürften aller Wahrscheinlichkeit mittel- bis westeuropäischer Herkunft sein. Ihre Merkmals-garnitur spricht für wesentlich nähere Beziehungen zu *A. pratensis* s.l. als zu *A. adsurgens* s.l. *A. alpina* dürfte schon frühzeitig eine von *A. pratensis* + unterschiedliche Entwicklung begonnen haben, welche offenbar insbesondere durch die wohl eiszeitlich (?) bedingte Disjunktion (Schottland - Ostalpen) gefördert worden sein dürfte. In Nord-Tirol und vor allem in den Dolomiten hat sich überdies eine zierliche und ausgesprochen alpine Randsippe - subsp. *pseudoviola cea* - herausdifferenziert.

A. pratensis ist eine für die Trockengebiete der planaren (?) und collinen Gebiete charakteristische Pflanze; sie dürfte nur stellenweise und zwar entlang größerer Flußtäler etwas in die Nordalpen vordringen.

(6) Schließlich wurden die Namen weiterer in dieser Studie zitierter Arten auf den neuen Gattungsnamen - *Avenula* - umkombiniert (Abschnitt 4.) und die am häufigsten im Gebiet vorkommenden Arten geschlüsselt (Abschnitt 5.).

8. Literatur

- ALSCHINGER, A. 1832: Flora Jadrensis. Jaderae.
ASCHERSON, P. & P. GRAEBNER, 1899: Synopsis der mittlereuropäischen Flora. 2/1. Leipzig.
ASCHERSON, P. & V. JANKA, 1877: Természettud. Füzetek. 1. Budapest [ex ASCHERSON & GRAEBNER 1899].
BABINGTON, C. C. 1867: Manual of British Botany. 4th ed. London.
BAUMGARTEN, J. C. 1816: Enumeratio stirpium in Magno Principatu Transsilvaniae. Wien.
BECK-MANNAGETTA, G. 1890: Flora von Nieder-Österreich. Bd. 1. Wien.

- BELLI, S. 1890: *Avena planiculmis* SCHRAD. var. β taurinensis Nob. - Malpighia, 4: 363-364.
- BŁOCKI, B. 1885: Correspondenz. - Österr. Bot. Z. 35 (8): 329-330.
- BLUFF, M. J., C. G. NEES-ESENBECK & J. C. SCHAUER, 1836: Compendium Florae Germaniae. Bd. 1/1. Norimbergae.
- BORBAS, V. 1878: Phytographische Notizen. - Österr. Bot. Z. 28 (4): 134-136.
- 1887: Geographia atque enumeratio plantarum Comitatus Castriferrei in Hungaria. Szombathely (Sabariae).
- BORNMÜLLER, J. 1897: Einige Notizen zur Flora des Monte Piano und Monte Cristallo in Ober-Italien. - Mitt. Thür. Bot. Ver. N. F. 10: 42-44.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1961: Die inneralpine Trockenvegetation, Stuttgart.
- BURR, S. M. & D. M. TURNER, 1933: British Economic Grasses: Their identification by the leaf anatomy. London.
- BUTCHER, R. W. 1961: A new illustrated British Flora. London.
- BUTZIN, F. 1969: Zur Klassifizierung der Spelzenformen bei den Gramineen mit besonderer Berücksichtigung der begrannten Spelzen. - Willdenowia. 5 (3): 445-470.
- CADBURY, D. A., J. G. HAWKES & R. C. READETT, 1971: A Computer-mapped Flora. A Study of the County of Warwickshire. London. New York.
- CLAPHAM, A. R., T. G. TUTIN & E. F. WARBURG, 1962: Flora of the British Isles, 2nd ed. Cambridge.
- Code = STAFLEU, F. A. et al. (edit.), 1972: International Code of Botanical Nomenclature. Utrecht.
- DALLA TORRE, K. W. 1882: Anleitung zu wissenschaftlichen Beobachtungen auf Alpenreisen. Bd. 2. Wien.
- 1899: Die Alpenflora der österreichischen Alpenländer. München.
- DALLA TORRE, K. W. & L. SARNTHEIN, 1906: Flora der gefürsteten Grafschaft Tirol, des Landes Vorarlberg und des Fürstenthumes Liechtenstein. Bd. 6. Innsbruck.
- DELASTRE, C. J. L. 1842: Flore analytique et descriptive du Département de la Vienne. Paris & Poitiers.
- DRUCE, G. C. 1932: The comital Flora of the British Isles, Arbroath.
- DOSTAL, J. 1950: Květena ČSR a ilustrovaný klíč k určeni všech cevnatých rostlin. Praha.
- DUMORTIER, B. C. 1823: Observations sur les Graminées de la Flore Belgique. Tournay.

- DUMORTIER, B. C. 1827: *Florula Belgica. Tornaci Nerviorum.*
-- 1868: *Etude agrostographique sur le genre Michelaria et la classification des Graminées.* - Bull. Soc. Bot. Belg. 7: (42)-(71).
- EGGLER, J. 1954: *Vegetationsaufnahmen und Bodenuntersuchungen von den Serpentinegebieten bei Kirchdorf in Steiermark und bei Bernstein im Burgenland.* - Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 84: 25-37.
-- 1955: *Ein Beitrag zur Serpentinvegetation in der Gulsen bei Kraubath in Obersteiermark.* - Mitt. naturw. Ver. Steiermark, 85: 27-72.
- FERNANDES, A. & M. QUEIROS, 1969: *Contribution à la connaissance des Spermatophyta du Portugal, 1. Gramineae, Bol. Soc. Brot., 43 (2.ª ser.): 20-140.*
- FIORI, A. 1969: *Nuova Flora Analitica d'Italia. Bologna (Reprint).*
- FIORI, A. & G. PAOLETTI, 1896: *Flora analitica d'Italia, 1, Padova.*
- FOURNIER, P. 1961: *Les quatre flores de la France, Paris.*
- FRENZEL, B. 1967: *Die Klimaschwankungen des Eiszeitalters. Braunschweig.*
-- 1968: *Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Wiesbaden.*
- FREYN, J. 1873: *Correspondenzen.* - Österr. Bot. Z. 23 (2): 70.
- FRITSCH, K. 1897: *Excursionsflora für Österreich, Wien.*
-- 1909: *Exkursionsflora für Österreich, 2. Aufl. Wien.*
-- 1922: *Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbarländer. 3. Aufl. Wien.*
- FUSS, M. 1866: *Flora Transsilvaniae excursoria. Cibinii.*
- GAYER, G. 1932: *Neue Beiträge zur Flora des Komitates Vas (Eisenburg), III.* - Ann. Sabar. Folia Mus. 1: 7-11.
- GERVAIS, C. 1965: *Nombres chromosomiques chez quelques Graminées des Alpes.* - Bull. Soc. Neuchât. sci. nat., 88: 61-64.
-- 1966: *Nombres chromosomiques chez quelques Graminées alpines.* - Bull. Soc. Neuchât. sci. nat., 89: 87-100.
-- 1968 a: *Sur un critère anatomique nouveau, utilisable dans la taxinomie des Avoines vivaces.* - Bull. Soc. bot. Suisse. 78: 369-372.
-- 1968 b: *Notes de cytotaxinomie sur quelques Avena vivaces.* - Bull. Soc. Neuchât. sci. nat., 91: 105-117.
-- 1973 a: *Nouvelles déterminations de nombres chromosomiques chez les Avoines vivaces. II.* - Bull. Soc. Neuchât. Sci. nat. 96: 81-87.

- GERVAIS, C. 1973 b: Contribution à l'étude cytologique et taxonomique des Avoines vivaces. - Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 88: 1-166.
- GOUAN, A. 1762: Hortus regius Monspeliensis. Lugduni.
- GRAU, J. 1964: Zytotaxonomie der Myosotis- alpestris- und der Myosotis- silvatica- Gruppe in Europa. - Österr. Bot. Z., 111 (5): 561-617.
- GRECESCU, D. 1898: Conspectul Florei Romaniei. București.
- GROSSHEIM, A.A. 1928: Flora Kavkasa. Bd. 1. Tiflis [russ.].
-- 1939: Flora Kavkasa. Bd. 1. Baku [russ.].
- HACKEL, E. 1890: Ueber einige Eigenthümlichkeiten der Gräser trockener Klimate. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 40: 125-138.
- HAUSMANN, F. 1854: Flora von Tirol, Innsbruck.
- HAYEK, A. 1903: Über das Vorkommen von *Avena paniculata* SCHRAD. in Steiermark. - Mitt. Naturw. Ver. Steiermark, 39: LXXIX-LXXXI.
-- 1932: Prodrömus Florae peninsulae Balcanicae. Bd. 3. Dahlem b. Berlin.
-- 1956: Flora von Steiermark, Bd. 2/2, Graz.
- HEDBERG, I. 1961: Chromosome Studies in *Helictotrichon* BESS. - Bot. Not. 114 (4): 389-396.
- HEGI, G. 1907: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. 1. München.
-- 1936: Illustrierte Flora von Mittel-Europa. Bd. 1. 2. Aufl. München.
- HENRARD, J.T. 1940: Notes on the Nomenclature of some Grasses. - Blumea, 3: 411-480.
- HESS, H.E., E. LANDOLT & R. HIRZEL, 1967: Flora der Schweiz, Bd. 1, Basel & Stuttgart.
- HEUFFEL, M.D. 1835: Plantarum Hungariae novarum vel non rite cognitarum Decas II. - Flora(Regensburg); 18 (16): 244-245.
- HOLUB, J. 1958: Bemerkungen zur Taxonomie der Gattung *Helictotrichon* BESS. In: I. KLAŠTERSKY: Philipp Maximilian OPIZ und seine Bedeutung für die Pflanzen-taxonomie. Praha.
-- 1959 a: Die wichtigsten Ergebnisse des taxonomisch-chorologischen Studiums der tschechoslowakischen *Helictotrichon*-Arten. - Preslia, 31: 1-7.
-- 1959 b: Taxa et combinationes novae generis *Helictotrichon* BESS. apud. SCHULTES. - Preslia, 31: 50-51.

- HOLUB, J. 1961: Taxonomische Studie über die tschechoslowakischen Arten der Gattung *Avenochloa* HOLUB. - Acta Mus. nation. Pragae, 17, B (5): 189-243.
- 1962: Ein Beitrag zur Abgrenzung der Gattungen in der Tribus Aveneae: die Gattung *Avenochloa* HOLUB. - Acta Horti Bot. Prag. 1962: 75-86.
- 1972: Neue oder wenig bekannte Pflanzen der ungarischen Flora. - Ann. Univ. Sci. Budapest. Sec. Biol. 14: 91-104
- HOOKEER, J.D. 1870: The Students Flora of British Islands. London.
- HOOKEER, W.J. 1821: Flora Scotica, ... Teil 2. London.
- HOOKEER, W.J. & J. SOWERBY, 1831: *Avena planiculmis*. - Suppl. Engl. Bot. 1: 2684.
- HOST, N.T. 1809: Icones et descriptiones Graminum Austriacorum. Bd. 4. Vindobonae.
- HUBBARD, C.E. 1973: Gräser, Beschreibung, Verbreitung, Verwendung. Stuttgart.
- HUDSON, G. 1762: Flora Anglica. London.
- 1798: Flora Anglica. 3rded. London.
- HULTEN, E. 1927: Flora of Kamtchatka and the Adjacent Islands. Bd. 1. Stockholm.
- JANCHEN, E. 1959: Catalogus Florae Austriae, 1/4, Wien.
- 1963: Catalogus Florae Austriae. Ergänzungsh. 1. Wien.
- JANCHEN, E. & H. NEUMAYER, 1942: Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. - Österr. Bot. Z., 91 (4): 209-298.
- 1944 a: Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. II. - Österr. Bot. Z. 93 (1/2): 73-106.
- -- 1944 b: Beiträge zur Benennung, Bewertung und Verbreitung der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands. III. - Österr. Bot. Z. 93 (3/4): 222-225.
- JANKA, V. 1856: Beiträge zur Kenntnis der Flora von Siebenbürgen. - Österr. Bot. Wbl. 6: 202-205.
- JESSEN, C.F.W. 1863: Deutschlands Gräser und Getreidearten. Leipzig.
- JORDANOV, D. 1963: Flora Reipublicae Popularis Bulgaricae. Bd. 1. Serdicae.
- JUHL, H. 1952: Zytologische Untersuchungen an einigen Formen von *Poa pratensis* L. in Schleswig-Holstein. - Flora. 139: 462-476.
- KERGUELEN, M. 1975: Les Gramineae (Poaceae) de la Flore Française ... - Lejeunia. N.S. 75: 1-343.

- KERGUELEN, M. 1976: Miscellanea. - Optima-Newsletter. 3: 16-20.
- KERNER, A. v. 1902: *Avenastrum alpinum*. In: C. FRITSCH: Schedae ad Floram Austro-Hungaricam. 9. Vindobonae.
-- 1878: *Avena pseudoviolacea*. - Österr. landw. Wbl. 4: 68.
- KITAIBEL, P. 1863: Addimenta ad Floram Hungaricam. - Linnaea, 32: 309-310.
- KOCH, W.D. 1907: Synopsis der deutschen und schweizer Flora. Bd. 3, Leipzig.
- KOCZWARA, M. 1926: Über einige interessante *Avenastrum*-Sippen aus Podolien. - Österr. Bot. Z. 75 (10-12): 239-244.
- KOMAROV, V. 1927: Flora peninsulae Kamtschatka. Bd. 1. Leninopoli.
- KORSHINSKY, S. 1892: Plantas Amurenses in itinere anni 1891 collectas. - Acta Horti Petropol. 12(8): 287-431.
- LEHMANN, E. 1906: Zur Kenntnis der Graseckenke. - Ber. deutsch. bot. Ges., 24: 185-189.
- LEEDER, F. & M. REITER, 1959: Kleine Flora des Landes Salzburg. Salzburg.
- LINNE, C. 1753: Species plantarum. Holmiae.
- LITARDIERE, R. 1950: Nombres chromosomiques de diverses Graminées. - Bol. Soc. Brot. 24: 79-87.
- MALY, K. J. 1868: Flora von Steiermark. Wien.
- MAUDE, P. F. 1939: The Merton Catalogue. A list of the chromosome numbers of species of British flowering plants. - New Phytol. 38 (1): 1-31.
-- 1940: Chromosome numbers in some British Plants. - New Phytol. 39 (1): 17-32.
- MERXMÜLLER, H. 1952: Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. - Sonderabdruck aus: Jb. Ver. Schutz Alpenpfl. &-Tiere. 1952: 1-105.
- MERXMÜLLER, H. & J. POELT, 1954: Beiträge zur Florensgeschichte der Alpen. - Ber. Bayer. Bot. Ges. 30: 91-101.
- METCALFE, C. R. 1960: Anatomy of the Monocotyledons. Bd. 1. Gramineae. Oxford.
- MEUSEL, H. 1943: Vergleichende Arealkunde. Bd. 1. und 2. Berlin-Zehlendorf.
- MEUSEL, H., E. JÄGER & W. WEINERT, 1965: Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Text und Atlas. Jena.

- MORARIU, I. & A. BELDIE, 1972: *Helictotrichon*. In: T. SĂVULESCU & E. T. NYARADY (Hgeb.): *Flora Republicae Socialisticae Romania*. Bd. 12. [Bucareşti].
- MORTENSEN, H. 1952: Heutiger Firnrückgang und Eiszeitklima.- *Erdkunde*. 6: 145-160.
- NIKL FELD, H. 1972: Der niederösterreichische Alpenostrand - ein Glazialrefugium montaner Pflanzensippen. - *Jb. Ver. Schutz Alpenpfl. & -Tiere*. 37: 42-94.
- NYMAN, C. F. 1878-1882: *Conspectus Florae Europaeae*. Örebro Sueciae.
- OPIZ, F. 1852: *Seznam rostlin květeny české*. Praha.
- PACHER, D. 1881: *Flora von Kärnten*, I: Gefäßpflanzen. Klagenfurt.
- PERRING, F. H. & S. M. WALTERS, 1962: *Atlas of the British Flora*, Norwich.
- PILGER, R. 1938: Über die systematische Stellung und Nomenklatur einiger Gramineen-Gattungen. - *Feddes Repert. spec. nov. regni veget.* 45: 1-7.
- PODPĚRA, J. 1904: Weitere Beiträge zur Phanerogamen- und Gefäßkryptogamenflora Böhmens. - *Verh. zool.-bot. Ges.*, Wien. 54: 313-340.
- POSPICHAL, E. 1897: *Flora des Oesterreichischen Küstenlandes*. Bd. 1. Leipzig & Wien.
- POTZTAL, E. 1951 a: Anatomie und Morphologie der Granne von *Arrhenatherum neumayerianum*. - *Bot. Jb.* 75 (3): 315-320.
- 1951 b: Anatomisch-systematische Untersuchungen an den Gattungen *Arrhenatherum* und *Helictotrichon*. - *Bot. Jb.* 75 (3): 321-332.
- 1953: Die Anatomie der Gräser und ihre Bedeutung für die Systematik. - *Ber. deutsch. bot. Ges.* 66:(19)-(21).
- PREISSMANN, E. 1885: Zur Flora der Serpentinberge Steiermarks. - *Österr. Bot. Z.* 35 (8): 261-263.
- RACIBORSKIEGO, M. & W. SZAFER, 1919: *Flora Polska*. Bd. 1. Krakowie.
- REESE, G. 1953: Ergänzende Mitteilungen über die Chromosomenzahlen mitteleuropäischer Gefäßpflanzen II. - *Ber. deutsch. bot. Ges.* 66: 66-74.
- REICHENBACH, H. G. L. 1830: *Flora Germania excursoria*. Leipzig.

- REICHENBACH, H. G. L. 1834: *Agrostographia Germanica ... Die Gräser und Cyperoideen der deutschen Flora, Centuria I. Lipsiae.*
- RICHTER, K. [& M. Gürke], 1890: *Plantae Europaeae. I. Leipzig.*
- RITER-STUDNICKA, H. 1957: Beitrag zur Flora von Bosnien und der Herzegowina. - *Jb. biol. Inst. Univ. Sarajevo*, 11 (1-2): 95-122.
- ROEMER, J. J. & J. A. SCHULTES 1817: *Avena*. In: C. LINNE: *Systema vegetabilium. Bd. 2. Stuttgartiae.*
- ROSCHEWIZ, P. J. 1934: *Avena*. In: *Flora SSSR. Bd. 2. Leningrad.*
- SAGORSKI, E. & G. SCHNEIDER: 1891: *Flora Carpatorum Centralium. Leipzig.*
- SAINT-YVES, A. 1931: Contribution à l'étude des *Avena* sect. *Avenastrum* (Eurasie et Région Méditerranéenne). - *Candollea*, 4: 353-504.
- SAMPAIO, G. 1931: *Flora Portuguesa. Porto.*
- SAUER, W. 1971: Zytologische Untersuchungen an Wildhafer-Sippen der Ostalpen. *Helictotrichon petzense*, *H. parlatorei* und *H. x krischae*. - *Carinthia II*, 80: 79-87.
- 1975: Karyo-systematische Untersuchungen an der Gattung *Pulmonaria* (Boraginaceae): Chromosomen-Zahlen, Karyotyp-Analysen und allgemeine Hinweise auf die Entwicklungsgeschichte. - *Bibl. Bot.* 131: 1-85.
- SAVAGE, S. 1945: *A Catalogue of the Linnean Herbarium. London.*
- SCHINDLER, H. 1925: Schlüssel zur mikroskopischen Bestimmung der Wiesengräser im blütenlosen Zustand. *Wien.*
- SCHÖNENBERG, R. 1971: Einführung in die Geologie Europas. *Freiburg.*
- SCHOLZ, H. 1974: Liste der Gräser Libyens. - *Willdenowia*, 7: 41-458.
- SCHRADER, H. A. 1806: *Flora Germanica. Bd. 1. Gottingae.*
- SCHUR, P. J. F. 1866: *Enumeratio plantarum Transsilvaniae. Vindobonae.*
- SIMONKAI, L. 1886: *Enumeratio Florae Transsilvanicae vesiculosae critica. Budapest.*
- SKALINSKA, M. 1963: Cytological studies in the flora of the Tatra Mts., *Acta Biol. Cracov.* 6: 210.
- SKALINSKA, M. & M. PIOTROWICZ, 1961: Further additions to chromosome numbers of Polish Angiosperms. - *Acta Soc. Bot. Polon.*, 30: 463-489.

- SMITH, J.E. 1804: Flora Britannica. Turici.
-- 1811: Account of several Plants, recently discovered in Scotland by Mr. George DON. - Linn. Soc. London 10: 335-337.
-- 1824: English Flora. Bd. 1. London.
- SMITH, J.E. & J. SOWERBY, 1803: *Avena pratensis*. - Engl. Bot. 17: Nr. [1204].
-- -- 1806: *Avena pubescens*. - Engl. Bot. 23: Nr. [1640].
-- -- 1810: *Avena planiculmis*. - Engl. Bot. 30: Nr. [2141].
- SOO, R. 1973: Synopsis systematico-geobotanica florae vegetatiosisque Hungariae. Bd. 5. Budapest.
- TEPPNER, H. 1970: Karyotypen europäischer, perennierender Sippen der Gramineen-Gattung *Anthoxanthum*. - Österr. Bot. Z. 118: 280-292.
- VIERHAPPER, F. 1898: Beitrag zur Gefäßpflanzenflora des Lungau. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 48: 101-118.
-- 1899: Zweiter Beitrag zur Flora der Gefäßpflanzen des Lungau. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 49: 395-422.
-- 1901 a: Dritter Beitrag zur Flora der Gefäßpflanzen des Lungau. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 51: 547-593.
-- 1901 b: Über die morphologische Beschaffenheit und geographische Verbreitung der Arten *Avena straminea* (L.) JESS., *A. alpinum* (SM.) FRITSCH und *A. planiculme* (SCHRAD.) JESS. In: E. V. HALASCY: XLV. und XLVI. Bericht der Section für Botanik. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 51: 747-748.
-- 1902: *Avena straminea* alpinum. In: C. FRITSCH: Schedae ad Floram exsiccata Austro-Hungaricam. H. 9. Vindobonae.
-- 1906: Zur Systematik der Gattung *Avena*. - Verh. zool.-bot. Ges. Wien. 56: 369-370.
-- 1935: Vorarbeiten zu einer pflanzengeographischen Karte Österreichs. XIV. Vegetation und Flora des Lungau (Salzburg). - Abh. zool.-bot. Ges. Wien. 16 (1): 1-289.
- VILLARS, D. 1779: Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné ... Grenoble.
- WAHLENBERG, G. 1814: Flora Carpatorum Principalium. Göttingae.
- WAISBECKER, A. 1891: Köszegek és vidékének edényes növényei. Köszegek.
- WIDDER, F.J. 1939: *Helictotrichon conjungens*. In: B. KUBART & B. LEISERING: Bericht über die dreiundfünfzigste Generalversammlung der deutschen botanischen Gesellschaft. - Ber. deut. bot. Ges. 57: (1)-(37).

ZAPAŁOWICZ, H. 1906: *Conspectus Florae Galiciae criticus*.
Cracoviae.

ZIELONKOWSKI, W. 1973: Wildgrasfluren der Umgebung Regens-
burg. - *Hoppea*, 31: 1-245.

